











PFLANZENBIOLOGISCHE SCHILDERUNGEN

VON

Dr. K. GOEBEL

PROFESSOR DER BOTANIK

UND DIREKTOR DES BOTANISCHEN GARTENS ZU MARBURG.

ERSTER TEIL.

MIT 98 HOLZSCHNITTEN UND TAFEL I—IX.

MARBURG

N. G. ELWERT'SCHE VERLAGSBUCHHANDLUNG

1889.



Vorwort.

Unter dem Titel „Pflanzenbiologische Schilderungen" beabsichtige ich eine Anzahl biologisch interessanter Pflanzengruppen vor allem nach ihren äusseren Gestaltungsverhältnissen zu behandeln, während anatomische Verhältnisse nur kurz berührt werden sollen. Und zwar geschieht dies aus dem Grunde, weil neuerdings die Kenntnis der Gestaltungsverhältnisse mit blossem Auge sichtbarer Pflanzen vor dem Studium von mikroskopischen Bauverhältnissen sehr in den Hintergrund getreten ist; es ist also eine Art biologischer Organographie, welche ich hier zu geben versuche, wobei ein Eingehen auf morphologische Einzelnheiten, wenn Oberflächlichkeit vermieden werden soll, nicht immer zu umgehen ist.

Der vorliegende erste Teil gibt in erweiterter Form teilweise den Inhalt von Vorlesungen, welche ich vor, mit den Grundlagen der allgemeinen Botanik vertrauten Studierenden 1886/87 und 1887/88 gehalten habe. Es sollten diese Vorlesungen namentlich zur Demonstration von mir in Ceylon und Java gesammelter biologisch interessanter Pflanzen dienen, wozu noch die Sukkulenten kamen, mit deren Studium und Kultur ich mich seit einiger Zeit beschäftige. An Stelle der demonstrierten Pflanzen und Tafeln sind hier zahlreiche Abbildungen getreten, bei deren Herstellung ich von meinem früheren Assistenten, Herrn Dr. Dennert in dankenswertester Weise unterstützt wurde. Dieselben sind mit wenigen, jedesmal bezeichneten Ausnahmen, also Originalien*), wie ich auch in dem Texte zahlreiche Resultate

*) „M. G." in den Figurenerklärungen bedeutet, dass die betreffende Zeichnung nach einer im Marburger Garten befindlichen Pflanze angefertigt ist.

eigener Untersuchungen mitgeteilt habe. Das Material derselben, abgesehen von dem von mir selbst gesammelten, war teilweise nicht leicht zu beschaffen. Ich bin den Herren Dr. Treub in Buitenzorg, Geh. Rat v. Sachs in Würzburg, Thiselton Dyer in Kew, Dr. Glaziou in Rio de Janeiro, Dr. Marloth in Kapstadt und den Leitern der botanischen Gärten zu Berlin, Leyden, Lüttich und Brüssel zu besonderem Danke verpflichtet, namentlich aber auch dem Herrn Verleger, dessen bekannte Liberalität eine ausgedehnte Zugabe von Abbildungen ermöglichte.

Das Erscheinen von Schimpers wertvoller Abhandlung „Die epiphytische Vegetation Amerikas" (Jena 1888), ermöglichte Kürzungen in dem Abschnitte über Epiphyten, unter Verweisung auf die angeführte Abhandlung.

Besondern Wert legte ich bei Schilderung aussereuropäischer Pflanzen, soweit mir dieselben nicht aus eigener Anschauung bekannt waren, auf die Anführung der Beobachtungen von Reisenden. Meine Ausbeute daran war aber trotz dem Studium zahlreicher Reisewerke eine verhältnismässig dürftige, selbst in umfangreichen Werken reisender Botaniker sucht man oft vergebens nach einer biologischen Beobachtung, das Sammelinteresse überwog vielfach alles andere. Durch die Begründung des ersten, vorzüglich ausgestatteten botanischen Instituts in den Tropen durch Dr. Treub ist auch darin Änderung geschaffen, und ein weites Feld für biologische Untersuchung von Pflanzenformen eröffnet worden, die dem europäischen Botaniker bisher entweder nur in getrocknetem Zustande oder gar nicht zugänglich waren. —

Auf manche in der Einleitung nur kurz erwähnte allgemeine Fragen wird bei der Fortsetzung dieser Schilderungen, für welche reiches Material vorliegt, näher einzugehen sein.

Marburg, im Dezember 1888.

K. Goebel.



Einleitung.

§ 1. Die genauere Betrachtung der Gliederung des Pflanzenkörpers entwickelte sich ursprünglich offenbar aus den Bedürfnissen der Systematik. Eine einigermassen befriedigende Unterscheidung und Beschreibung der einzelnen Pflanzenformen ist nur möglich, wenn man die Teile des Pflanzenkörpers genau vergleicht, die grosse Formenmannigfaltigkeit derselben auf wenige Grundformen zurückzuführen und sie durch eine geeignete Terminologie für die gegenseitige Verständigung zu fixieren sucht. Demgemäss war die Richtung der Morphologie lange eine rein beschreibende, und die Nachwirkungen davon sind auch heute noch keineswegs verschwunden, selbst in Darstellungen, welche auf allgemeineres Interesse Anspruch erheben, findet man, wo es an Schilderung von morphologischen Verhältnissen geht, nicht selten statt dessen eine blosse Terminologie. Die Morphologie betrachtet die Glieder des Pflanzenkörpers zunächst ohne alle Rücksicht auf ihre Funktion, ist es ja doch eine der fundamentalsten Thatsachen dieser Disziplin, dass die Funktion eines Organes für dessen „morphologischen Wert“, d. h. auf die Frage, welche Stelle es in der Gesamtgliederung des Pflanzenkörpers einnimmt, von keiner Bedeutung ist. Es ist klar, dass diese Betrachtungsweise eine ebenso einseitige, wie zunächst notwendige ist. Die Kenntnis der Regeln für den äussern Aufbau des Pflanzenkörpers, der Stellung, Verzweigung, Entwickelung und Ausbildungsform seiner Glieder ist auch für die Biologie notwendig, ebenso wie die Kenntnis des anatomischen Baues und die experimentelle Prüfung, wenn sie nicht auf oberflächliche Spekulationen sich beschränken will.

Das Wort „Biologie“ ist einer derjenigen Begriffe der neuern Zeit, welche eine allgemein angenommene Umgrenzung bis jetzt noch nicht erhalten haben. Manche verstehen darunter die gesamte Wissenschaft von den belebten Wesen, andere nur die Lehre von den Lebensäusserungen im Gegensatz zu den rein beschreibenden Richtungen,

wie sie in der Floristik und Systematik noch vielfach üblich sind. In Deutschland fasst man den Begriff erklärter- oder unerklärtermassen gewöhnlich enger, man versteht unter biologischen Untersuchungen im allgemeinen solche, welche nachzuweisen suchen, in welcher Beziehung der äussere und der innere Bau der Pflanzen zu den Lebensverhältnissen derselben steht. Die Biologie betrachtet also die Teile des Pflanzenkörpers nicht wie die Morphologie als Glieder, sondern als Organe, als Werkzeuge desselben*). In vielen Fällen ist die Funktion derselben erkannt; bekannt ist ja, dass die neuere Forschung namentlich in den Blüten die biologische Bedeutung von Gestaltungsverhältnissen nachgewiesen hat, von der man früher keine Ahnung hatte. Diese Erfahrungen haben zu dem Glauben geführt, dass alle Form- und Bauverhältnisse der Pflanzen von ganz bestimmtem Nutzen für dieselben sein müssen, dass die betreffende „Konstruktion" die vorteilhafteste, überhaupt mögliche sei. Nun kennen wir ohne Zweifel bei einer grossen Anzahl von Form- und Bauverhältnissen ihre Bedeutung für den Haushalt der Pflanze noch nicht; es ist ferner zu berücksichtigen, dass manche Eigentümlichkeiten aus früheren Zeiten, wo sie, unter anderen Bedingungen, von Nutzen waren, beibehalten sein mögen. Aber so gute Dienste die Nützlichkeitstheorie auch als heuristisches Prinzip leistet, für so verfehlt würde ich es halten, wenn man dieselbe als den ausschlaggebenden Faktor bei der Entstehung der Strukturverhältnisse der Pflanzen betrachten wollte. Die Thatsache, dass bei manchen Pflanzen zur Erreichung eines bestimmten „Zweckes" ein höchst verwickelter Apparat aufgewendet wird, während andere ganz dasselbe auf sehr viel einfachere Weise erreichen — man vergleiche nur die merkwürdigen, und gar nicht einmal ausserordentlich sicher funktionierenden Blüteneinrichtungen der Orchideen mit ihren grossen, farbenprächtigen Blüten und dem höchst sonderbaren Bau derselben mit den unscheinbaren, aber trotz Selbstbestäubung massenhaft Samen ansetzenden Blüten eines gemeinen Unkrauts, des Senecio vulgaris — scheint mir in Verbindung mit anderen Thatsachen, wie hier nicht näher ausgeführt werden kann, darauf hinzuweisen, dass bei der Organbildung vor allem in betracht kommt ein Faktor, der in der Beschaffenheit der Pflanze selbst liegt, ihre innere Konstitution, wenn

---

*) Natürlich ist die Biologie in dem eben angeführten Sinne von der Morphologie ebensowenig scharf zu trennen, wie von der Experimentalphysiologie.

man so will, welche eine Entwickelung nach bestimmter Richtung hin bedingt. Bei sehr vielen „Anpassungen“ lässt sich nachweisen, dass innerhalb einer und derselben Familie die verschiedensten Abstufungen vorkommen (z. B. bei den Kakteen die Oberflächenvergrösserung, bei den Orchideen die Entwickelung der Luftwurzelhülle), wir treffen bei der einen Pflanze einer Reihe das als Anlage, was bei anderen dann in sehr gesteigerter Form hervortritt; auch dies deutet darauf hin, dass, wenn wir von nicht, oder wenig „angepassten“ Formen ausgehen, die Entwickelung in einer bestimmten Richtung stattgefunden hat, wobei der Kampf ums Dasein nur insofern bestimmend einwirkte, als durch ihn eine Anzahl minder „zweckmässig“ ausgerüsteter Entwickelungsreihen zu Grunde gingen. Die Nützlichkeitstheorie ist eine einseitige und darum nicht ausreichende Lösung der Frage. Ohne Zweifel haben alle Organe einer Pflanze eine bestimmte Funktion, und sind insofern „nützlich“ (sonst könnte die Pflanze ja überhaupt nicht bestehen), aber dass dieselben gerade so und nicht anders gestaltet sind, die ungemein reiche Mannigfaltigkeit in der alle Aufgaben gelöst sind, kann wie mir scheint, nicht durch Variation nach beliebiger Richtung und Überleben des Passendsten erklärt werden. Es ist überhaupt nicht zu erwarten, dass sich für die Lösung so ausserordentlich schwieriger Fragen eine einfache, für alle Fälle giltige Formel wird finden lassen. Als heuristisches Prinzip aber hat die Nützlichkeitstheorie ohne Zweifel grosse Bedeutung, falls man nicht vergisst, dass mit dem Nachweis, inwiefern ein bestimmtes Form- oder Bauverhältnis für die Pflanze nützlich ist, noch nichts erklärt ist. Die Biologie kann sich mit dem einfachen Nachweis solcher Beziehungen auch nicht begnügen. Sie sucht ferner nachzuweisen, ob und welchen Einfluss äussere Bedingungen auf die Gestaltungsverhältnisse, mit denen sie sich beschäftigt, haben, und sie betrachtet die letzteren als etwas geschichtlich Gewordenes. Diesem Werden nachzugehen, wo irgend sich Handhaben dazu bieten, wird also ebenfalls zu ihren Aufgaben gehören.

§ 2. Organisationsverhältnisse, welche in deutlicher Beziehung zu den Lebensbedingungen stehen, pflegen wir als „Anpassungen“ zu bezeichnen. Es ist dies ein Sprachgebrauch, welcher eine nicht bewiesene Voraussetzung enthält, die nämlich, dass die Pflanzen die Fähigkeit haben, ihre Organisation den Lebensbedingungen anzupassen, auf dieselben in bestimmter, für die Pflanze nützlicher Weise zu reagieren. Die Selektionstheorie kennt denn auch bekanntlich

eine Anpassung im eigentlichen Sinne des Wortes nicht, sondern nur ein Angepasstsein, welches durch Überleben des Passendsten zustande gekommen ist. Die Frage, inwieweit die heute bestehenden Pflanzen bestimmte Eigenschaften einer direkten Anpassung an äussere Verhältnisse verdanken, bedarf noch sehr ausgedehnter experimenteller Untersuchungen. Dass solche „Anpassungen" vorhanden sind, daran ist nicht zu zweifeln, wenn wir auch über das Zustandekommen derselben uns vielfach noch gar keine Rechenschaft geben können. Ebenso wie infolge äusserer Reize vielfach Bewegungen, welche für die Pflanze zweckmässig sind, ausgeführt werden, können auch infolge derselben Strukturveränderungen eintreten. Eine aus nacktem Protoplasma bestehende Schwärmspore, oder ein Plasmodium eines Myxomyceten schützt sich vor Austrocknung, indem es sich mit einer Haut umgibt, und derselbe Vorgang ist es offenbar, wenn Wunden höherer Pflanzen durch Korkbildung verschlossen werden, oder Pflanzen, die in trockener Luft kultiviert werden, stärker verdickte Aussenzellmembranen, resp. eine dickere Cuticula erhalten, als wenn sie in feuchter Luft gezogen werden.

Hier möchte ich, da dieser Gegenstand in der Fortsetzung dieser Schilderungen ausführlich behandelt werden soll, nur auf zwei Punkte hinweisen. Einmal darauf, dass eine durch bestimmte äussere Einflüsse hervorgerufene Eigentümlichkeit als „Anpassung" erscheinen kann, obwohl dieselbe keineswegs zu diesem „Zwecke" entstanden ist. So wissen wir, dass bei untergetauchten und schwimmenden Pflanzen zahlreiche lufthaltige Räume im Gewebe vorkommen, welche für die betreffenden Pflanzen im Wasser von Bedeutung sind, weil sie das Gewicht der Pflanzen im Wasser tragen, resp. denselben das Schwimmen auf dem Wasserspiegel ermöglichen. Aber auch die Wurzeln von Sumpfpflanzen, welche in der Erde verborgen sind, zeigen dasselbe Verhältnis; ferner zeigt sich eine Vergrösserung der Intercellularräume auch bei Pflanzen, die in feuchter Luft kultiviert werden. Diese Vergrösserung ist also in engster Verbindung mit der Verhinderung, resp. Verminderung der Transpiration und mit dem Gasaustausch überhaupt, der Vorteil, den sie den Wasserpflanzen sonst noch bringt, ist ein sekundärer. Ebenso wissen wir, dass es für die Archegonien der Farnprothallien von Vorteil ist, auf der Unterseite der letzteren zu stehen, sie finden dort viel eher die Wassertropfen, welche zum Öffnen und zur Befruchtung notwendig sind, die Wassertropfen werden zwischen den Wurzelhaaren festgehalten. Versuche von Leitgeb

haben aber gezeigt, dass die Archegonien stets auf der, dem Lichte abgekehrten Seite der Prothallien entstehen, diese fällt zwar unter normalen Verhältnissen mit der Unterseite zusammen, aber dies braucht nicht immer der Fall zu sein. Wir werden also die bewirkenden Ursachen und die Endursachen oder „Zwecke“ stets scharf auseinanderzuhalten haben, was leider nicht immer geschehen ist.

Der zweite hier zu berührende Punkt ist folgender. Alle Anpassung — wenigstens bei höheren Pflanzen — ist keine direkte, sondern kommt dadurch zustande, dass die äusseren Bedingungen auf den Vegetationspunkt, das embryonale Gewebe, in der Weise einwirken, dass dieser nun anders gebaute Organe hervorbringt. Denken wir uns eine in feuchter Gewächshausluft, bei nicht sehr starker Beleuchtung gewachsene Pflanze ins Freie gebracht, so ist das Resultat, dass die alten, im Gewächshaus gebildeten Blätter zu Grunde gehen und neue, mit dickerer Cuticula etc. versehene entstehen, welche — vorausgesetzt, dass die Pflanze unter diesen Bedingungen überhaupt gedeihen kann — den veränderten Bedingungen angepasst sind. Dasselbe gilt in ähnlicher Weise für viele amphibische Pflanzen, die Änderung in Form und Bau der einzelnen Blätter kann nicht einer direkten Einwirkung der Veränderung des Mediums auf jedes einzelne Blatt zugeschrieben werden*) — werden doch z. B. die Spaltöffnungen angelegt lange ehe das Blatt von den Transpirationsbedingungen merklich beeinflusst werden kann —, sondern einer Veränderung des Vegetationspunktes, aus dem das Blatt entspringt. Welcher Art diese Veränderung ist, ist freilich zunächst ganz unklar, wir können vorerst nur die Veränderungen in den fertigen Organen selbst untersuchen, welche gerade bei amphibischen Pflanzen oft auffallend genug sind.

Nur ein Beispiel sei an der Hand einer Abbildung kurz angeführt. Pontederia crassipes ist eine schwimmende Wasserpflanze, deren in eine Rosette vereinigte Blätter eine dickbauchige (durch Vermehrung der lufthaltigen Intercellularräume gebildete) Anschwellung ihres Stieles besitzen, woher auch der Artnamen der Pflanze rührt. Was diese — über das Wasser hervorragende — Anschwellung eigentlich für eine biologische Bedeutung hat, ist nebenbei bemerkt, noch nicht hinreichend aufgeklärt. Es ist leicht zu beobachten,

---

*) Damit soll das Vorkommen solcher direkter Beeinflussungen natürlich nicht geleugnet werden, aber der gewöhnliche auch noch näher zu untersuchende Fall bei höheren Pflanzen scheint mir der im Text dargestellte zu sein.

dass die schwimmenden Rosetten durch den Wind auf dem Wasserspiegel fortgetrieben werden, und dadurch die durch Ausläufer sich rasch vermehrende Pflanze verbreitet wird; damit, vielleicht auch mit anderen Verhältnissen (Aufrichten umgeworfener Rosetten etc.) mag das Strukturverhältnis in Beziehung stehen. Dies ist hier zunächst nebensächlich, von Bedeutung ist hier nur, dass die Anschwellung der Blattstiele verschwindet, wenn man die Pflanze als Landpflanze zieht. Ein solches Exemplar, an dem unten noch ein Blatt mit der Blattstielanschwellung zu sehen ist, während diese bei den später gebildeten Blättern verschwunden ist (auch Übergangsstufen finden sich), ist Taf. IX Fig. 3 abgebildet. —

Da es sich hier um eine auf dem Wasser schwimmende Pflanze handelt, bei der von einer direkten Beeinflussung der Blätter keine Rede sein kann, so ist hier die Wirkung, welche auf den Vegetationspunkt ausgeübt wird, besonders einleuchtend. Auf ein einmal entfaltetes Blatt können äussere Kräfte in der Weise einwirken, dass sie Richtung, Grössenverhältnisse etc. beeinflussen, oder dass die Ausbildung bestimmter Verhältnisse unterbleibt, aber das eigentlich Massgebende ist doch die Beeinflussung der Organanlagen im ersten, embryonalen Stadium. Dies möchte ich hier namentlich auch deshalb hervorheben, weil, wenn wir annehmen, dass bestimmte, jetzt erblich gewordene Gestaltungsverhältnisse ursprünglich unter der Einwirkung äusserer Verhältnisse entstanden sind, dies auch nicht anders denkbar ist, als durch eine unter dem Einfluss äusserer Faktoren erfolgte Umänderung des embryonalen Protoplasmas, zu welchem nicht nur die Vegetationspunkte, sondern auch die aus ihnen hervorgehenden Fortpflanzungsorgane gehören. Wenn wir z. B. sehen, wie die Bäume unserer Breite im Herbste die Blätter abwerfen (nachdem die wertvollen Bestandteile derselben in den Stamm gewandert sind), so ist dies äusserlich derselbe Vorgang, wie er bei einem Plasmodium eines Schleimpilzes eintritt, wenn es sich in ein „Sklerotium“ verwandelt. Es zieht dann seine Plasmastränge ein, zieht sich auf ein geringeres Volumen zurück, und erfährt auch andere, hier nicht anzuführende Veränderungen. Ebenso wie ein entlaubter Baum die ungünstige Jahreszeit viel besser überstehen kann, als ein belaubter, ist auch der Ruhezustand eines Schleimpilzplasmodiums geeignet, den Bestand desselben unter ungünstigen äusseren Bedingungen zu sichern. Aber bei dem Schleimpilzplasmodium lässt sich der Ruhezustand direkt durch äussere Einwirkung, z. B. Trockenheit, hervor-

rufen. Die Entlaubung unserer Bäume würde auch eintreten, wenn die Temperatur im Herbst eine viel höhere wäre, als sie jetzt ist, sie ist nicht eine durch äussere Einwirkungen direkt hervorgerufene Erscheinung, sondern erblich, aber ursprünglich, wie wir wohl annehmen können, infolge äusserer Bedingungen entstanden.

§ 3. Betrachten wir eine bestimmte, reichentwickelte Formenreihe, so lässt sich dieselbe vielfach in der Weise anordnen, dass ausgegangen wird von verhältnismässig einfach gegliederten Formen, bei denen ein und dasselbe Organ verschiedene Funktionen übernimmt, während bei den höheren Formen eine Arbeitsteilung statt-



Fig. 1. Sargassum subrepandum. Sprossspitze, natürl. Grösse.

gefunden hat: statt gleichartiger Organe (gleichartig sowohl nach Form wie nach Funktion) finden wir eine grössere Anzahl verschiedenartiger Organe, verschieden an Form, Stellung, Entstehung und Funktion. Nur ein, den Algen entnommenes Beispiel sei hier kurz angeführt.

Die Gattung Sargassum ist dadurch von Interesse, dass sie eine Gliederung aufweist, welche äusserlich der der höheren Pflanzen vollständig entspricht. Wir haben bei dieser Meeresalge „beblätterte" Stämme (vgl. Fig. 1), ausserdem sitzen in den Achseln der Blätter kugelige, gestielte Blasen (welche man früher für „Beeren", d. h. die Früchte gehalten hat) und verzweigte dünne Sprosse, welche die Geschlechtsorgane tragen (Fig. 1 *F*). Alle diese Organe, Blätter, Blasen (welche vermöge ihres Luftgehaltes wohl dazu dienen, die Pflanze,

welche normal festgewurzelt ist, im Wasser aufrecht zu erhalten) und Fruchtsprosse sind nun offenbar aus Umbildung ursprünglich gleicher Teile hervorgegangen, jetzt aber nicht nur in ihrer Form, sondern wahrscheinlich auch — was ich nicht untersucht habe — in der Art ihrer Entstehung verschieden. Vergleichen wir mit Sargassum eine andre Pflanze derselben Abteilung, z. B. Fucus vesiculosus. Hier besteht der Vegetationskörper, der Thallus, aus lauter gleichartigen, flach-bandförmigen, sich gabelig verzweigenden Ästen. Dieselben tragen hier und da eine blasige Anschwellung, den oben bei Sargassum erwähnten Blasen entsprechend. Die Sexualorgane sitzen in den etwas angeschwollenen Zweigenden, welche damit ihr Wachstum einstellen. Die Blätter von Sargassum nun stellen flache, sich nicht weiter verzweigende Kurztriebe dar, bei einigen Arten, z. B. Sarg. furcatum, zeigen sie noch die gabelige Verzweigung. Auch die Blasen sind umgewandelte Zweige: bei Sarg. subrepandum, von der in Fig. 1 ein Sprossstück abgebildet ist, sind nicht selten die Blasen auf einem blattartigen Stiele befestigt, und zahlreiche andere Arten und Gattungen zeigen uns eine allmähliche Ausbildung von blasentragenden Zweigen begrenzten Wachstums zu Blasen. So bildet z. B. bei Anthophycus (Fig. 2) die Blase den untern Teil eines Kurztriebes: denken wir uns den obern, hier noch der Assimilation dienenden sehr reduziert, so erhalten wir das Verhältnis von Sargassum. Es liegt sehr nahe, hier anzunehmen (ob diese Annahme richtig ist, muss die Entwickelungsgeschichte zeigen), dass der Vegetationspunkt dieser Pflanze sich gabelig verzweigt und abwechselnd einer der Gabelsprosse nur begrenztes Wachstum zeigt und das „Blatt“ darstellt.



Fig. 2. Anthophycus japonicus (schmalblättrige Form). Thallusspitze verkleinert, *x* Blase, welche sich in einen Thalluszweig fortsetzt.

Dass auch die Sexualsprosse aus Umbildung von ursprünglich mit den anderen gleichartigen Thalluszweigen hervorgegangen sind, kann keinem Zweifel unterliegen. Bei Carpophyllum maschalocarpum z. B. sitzen sie am Rande eines Flachsprosses, ebenfalls in der Achsel eines „Blättchens". Aber nicht selten wird auch das letztere in die Bildung der Sexualorgane mit hineingezogen und nimmt dann ganz die Form der Sexualsprosse an. Auf Einzelnheiten soll nicht eingegangen werden.*) Ich weise auf diese Reihe nur hin, weil die in ihr vorhandene Differenzierung in einer grossen Anzahl von Fällen wiederkehrt: aus gleichartigen Gliedern Herausbildung einer Arbeitsteilung. Dies wird besonders auffallend bei den Pflanzen, welche ursprünglich beblätterte Sprosse besessen haben, dann aber durch Verkümmerung blattlos geworden sind. In nicht wenigen Fällen sehen wir unter diesen Sprossen dann wieder eine Arbeitsteilung eintreten, indem die einen sich den „Blättern" von Sargassum entsprechend ausbilden, andere das Gerüst bilden, an dem jene stehen, von den Sprossen, welche die Geschlechtsorgane tragen, zunächst ganz abgesehen.

Die Frage, auf welchem Wege geschichtlich eine bestimmte Pflanzenform zustande gekommen ist, ist mit Sicherheit natürlich nie zu lösen, ein Mangel, der übrigens ausserordentlich viel wissenschaftlichen Problemen bei genauerer Betrachtung anhaftet. In vielen Fällen können wir aber doch zu befriedigenden Vorstellungen darüber gelangen; die Hilfsmittel sind, wenn wir den Einfluss äusserer Faktoren eliminieren, namentlich drei.

Diese drei Wege sind: die Entwickelungsgeschichte, der Vergleich mit verwandten Formen und die Rückschlagserscheinungen. Unter Entwickelungsgeschichte verstehe ich hier nicht nur, wie das sonderbarerweise bis jetzt gang und gäbe ist, die Organentwickelung aus den am Vegetationspunkt gebildeten Anlagen, sondern die Darstellung aller der Veränderungen, welche eine Pflanze vom Eistadium bis zur Samenbildung durchläuft. Dahin gehört namentlich auch die Keimungsgeschichte, welche in manchen Fällen wertvollen Aufschluss gewährt, und zwar deshalb, weil die Organbildung an den Keimpflanzen

---

*) Bei Spongocarpus Horneri Kütz. z. B. befindet sich an den von mir untersuchten Herbarexemplaren oberhalb der Blasen noch ein Thallusglied, bei Sp. siliculosus ist dasselbe auf ein kleines Spitzchen reduziert, und selbst dieses ist bei Sp. sisymbrioides gewöhnlich nicht mehr nachweisbar.

vielfach eine andre, dem ursprünglichen Zustande der Pflanze näherstehende ist. Ich habe früher*) dafür eine Anzahl hierhergehöriger Fälle aufgeführt, andere werden im Verlaufe der unten folgenden Darstellung mitgeteilt werden. Hier seien deshalb nur einige wenige Beispiele angeführt.

Zylla myagroïdes ist eine in der Wüste, z. B. bei Kaïro häufige Pflanze mit grünen in Dornspitzen endigenden Ästen, welche kleine, verkümmerte, schuppenförmige Blätter tragen. Fig. 3 dagegen stellt eine Keimpflanze vor, welche aus an dem angegebenen Standorte gesammelten Samen erwuchs. Wie ersichtlich, hat dieselbe (wenigstens in ihrem untern Teile) ein ganz andres Aussehen, als die erwachsene Pflanze, statt kümmerlichen Schuppen besitzt sie wohlentwickelte Laubblätter von der Form, wie sie anderen verwandten Cruciferen zukommen. Es ist klar, dass die Pflanze im erwachsenen Zustande durch Verringerung ihrer transpirierenden Oberfläche der Trockenheit des Standortes „angepasst“ ist, und dass die Jugendform zu Zeiten sich entwickeln muss, wo reichliche Wasserzufuhr stattfindet; für uns kommt hier zunächst in betracht, dass die Jugendform hinweist auf die Abstammung von reichbeblätterten verwandten Cruciferen. Ähnliche Beispiele liessen sich noch viele anführen. In manchen derselben lebt die Jugendform unter anderen äusseren Bedingungen als die „erwachsene“ Pflanze, in anderen ist dies, wenigstens nach unsern heutigen Kenntnissen, nicht der Fall. Ich weise hier nur hin auf die unten mitgeteilten Thatsachen über die Kei-



Fig. 3.
Zylla myagroïdes; Keimpflanze. Verkleinert.

*) Vergl. Entwickelungsgeschichte der Pflanzenorgane in Schenk, Handbuch der Botanik III, 1, pag. 252 ff. Eine Bearbeitung dieser Verhältnisse soll demnächst an anderem Orte gegeben werden.

mung von Anhalonium, Phyllocactus, Rhipsalis und anderen Kakteen, ferner auf die der Alge Placophora Binderi und der Farne mit Nischenblättern hin. In allen diesen Fällen stimmt die Gestaltung der Keimpflanzen überein mit der verwandter, die betreffende „Anpassung“ nicht zeigender Formen. Aber auch an den Keimpflanzen selbst können „Anpassungen“ auftreten, welche keineswegs als Wiederholung einer ursprünglicheren Gestaltung gelten können, sondern in Beziehung mit bestimmten Lebensverhältnissen der Keimpflanzen stehen. Von den früher von mir nachgewiesenen Hemmungsbildungen sehe ich hier zunächst ganz ab, und führe nur ein Beispiel zur Verdeutlichung des oben Gesagten an.

Salvinia und Azolla sind in vieler Beziehung merkwürdige schwimmende Wasserfarne, deren Keimpflanzen aus schwimmenden

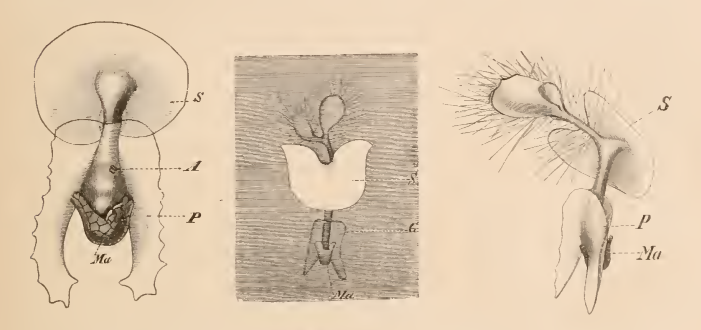


Fig. 4. Keimung von Salvinia natans. *Ma* Makrospore (noch vom Makrosporangium umhüllt), *P* Prothallium, *A* Archegonium, *S* Schildchen. Nur in der zweiten Figur ist die Keimpflanze in ihrer natürlichen Lage gezeichnet, das Schildchen auf dem Wasserspiegel schwimmend, die übrigen Teile untergetaucht.

Sporen sich entwickeln. Diese Keimpflanzen nun sind dadurch ausgezeichnet, dass ihr erstes Blatt die Form eines Schildchens hat. Es ist diese eigentümliche, von der der folgenden Blätter abweichende Gestaltung mit den Lebensbedingungen der Pflanze bis jetzt meines Wissens in keine Beziehung gebracht worden. In der That aber besteht eine solche: die Bedeutung des „Schildchens“ (Fig. 4 *S*) liegt darin, die Lage der Keimpflanze auf dem Wasserspiegel zu sichern. Dass dies für das Stämmchen von Bedeutung ist, geht schon aus dem dorsiventralen Bau desselben hervor: auf seiner Oberseite trägt es zwei Reihen (eigentlich vier) von Schwimmblättern, auf seiner Unter-

seite die zerschlitzten, mit dem Wasser also in möglichster Ausdehnung in Berührung tretenden Wasserblätter. Die Pflanze, welche schon eine Anzahl Schwimmblätter entwickelt hat, ist durch diese auf beiden Seiten des Stämmchens stehenden Organe hinreichend auf dem Wasserspiegel fixiert. Nicht so das Keimpflänzchen. Die Makrospore (Fig. 4 *Ma*), aus der die Keimpflanze hervorgeht, schwimmt ursprünglich horizontal auf dem Wasser, sie lässt sich leicht umwerfen. Dagegen nimmt ein Keimpflänzchen, welches bereits das „Schildchen" entwickelt hat, seine ursprüngliche Lage auf dem Wasserspiegel stets wieder ein, so sehr man dieselbe auch verändern möge. Dazu trägt jedenfalls auch bei, dass später die Makrospore nebst Prothallium an einem auf der Unterseite des Schildchens befestigten „Stiel" in das Wasser herunterhängt. Makrospore, Prothallium und Stielchen zusammen sind wahrscheinlich schwerer, als das intercellularraumreiche Schildchen, doch habe ich das nicht geprüft. Aber auch abgesehen von den Gewichtsverhältnissen muss der an dem Schildchen hängende Apparat an und für sich schon die Stabilität erhöhen. Dass die Schildform des Blattes besonders geeignet ist, der Stammknospe die richtige Lage auf dem Wasserspiegel zu verleihen, braucht kaum hervorgehoben zu werden. Somit betrachten wir also diese abweichende Blattform als eine mit dem Schwimmen auf dem Wasserspiegel in Beziehung stehende Anpassung, und finden es natürlich, dass diese abweichende Blattbildung bei keinem Landfarn wiederkehrt, wohl aber erinnert daran die Form des „Thallus" der ebenfalls schwimmenden Wasserlinsen.

Ich vermutete, dass bei der Keimung der Wasserlinsen biologisch ähnliche Einrichtungen sich finden werden, wie bei Salvinia. Dies ist in der That der Fall, wie sich aus der Darstellung in Hegelmaiers Monographie der Lemnaceen ergibt.*) Der Kotyledon des keimenden Samens von L. minor gliedert sich in zwei Teile, einen abgeflachten, welcher zu der Samenschale (mit den übrigen Teilen des Keimlings) heraustritt, und einen zapfenförmigen, im Samen steckenbleibenden. Beide Teile machen annähernd einen rechten Winkel miteinander, und an dem zapfenförmigen Teile des Kotyledons hängt der Samen senkrecht ins Wasser hinab. Das Keimblatt entspricht also hier mit seinem Stiel ganz dem Schildchen von Salvinia, auch die Lemnakeimlinge werden so auf dem Wasserspiegel

*) Hegelmaier, Die Lemnaceen. Leipzig 1868, pag. 21.

fixiert, und nehmen, ebenso wie dies oben für die Salviniakeimlinge geschildert wurde, ihre normale Lage im Wasser ein, in welcher Lage man sie auch in dasselbe bringen mag. Sie steigen hier erst mit der fortschreitenden Entwickelung der Keimpflanze selbst an den Wasserspiegel, an der erwachsenen Pflanze ist die Lage auch hier ohnedies gesichert.

Das Beispiel von Salvinia zeigt also, dass, entsprechend äusseren Verhältnissen, die Organbildung der Keimpflanzen eine abgeänderte sein kann. Dazu kommt noch das an diesen bei nicht wenigen Pflanzen auftretende Vorkommen von Hemmungsbildungen, worauf ich früher aufmerksam gemacht habe.*) Diese Punkte sind bei der Heranziehung von Keimstadien zu phylogenetischen Problemen im Auge zu behalten.

In manchen Fällen werden Rückschlagserscheinungen von grossem Wert für die Untersuchung des Weges, auf welchem die Ausbildung eines bestimmten Pflanzenorganes zustandegekommen ist.

Auf Rückschläge bei Pflanzen, d. h. die Rückkehr von Formverhältnissen zu denen, welche früheren Generationen derselben Art eigentümlich waren, ist man zuerst bei den Rassen der Kulturpflanzen aufmerksam geworden. Es ist eine allbekannte Thatsache, dass man bei Aussaat der Samen vorzüglicher Äpfel- und Birnsorten zum allergrössten Teile Holzäpfel und Holzbirnen erhält, dass unter den Keimpflanzen der fasciierten Rasse von Celosia cristata ein (bei unseren heutigen Gartenrassen allerdings sehr geringer) Prozentsatz von Pflanzen mit normalem Blütenstand sich findet, dass ferner auch an Bäumen mit geschlitzten Blättern einzelne Zweige Blätter von der normalen Form hervorbringen, dass an Pyramidenpappeln einzelne Zweige, statt steil aufgerichtet zu sein, sich mehr ausbreiten etc.

Einige mir näher bekannt gewordene Fälle will ich hier anführen, und zunächst beginnen mit einigen, welche sich auf Kulturrassen beziehen.

Von Kakteen und sukkulenten Euphorbien werden in unseren Gärten einige Missbildungen gezogen und durch Stecklinge vermehrt. Am bekanntesten ist wohl eine teilweise als „Felsenkaktus“ bezeichnete „Varietät“ von Cereus peruvianus, welche wohl wegen ihrer ausgesuchten Hässlichkeit, die der des Mopses an die Seite gestellt

*) Vergleichende Entwickelungsgeschichte der Pflanzenorgane pag. 260. (Schenk, Handbuch der Botanik III. Bd.)

werden kann, vielfach kultiviert wird. Dieser Cereus peruvianus monstruosus weicht von der normalen Form des bekannten Säulenkaktus so sehr ab, dass Willdenow*) die monströse Form als eine besondere Art, und zwar als eine Mamillaria, beschrieb.



Fig. 5. Monströser Cereus peruvianus (stark verkleinert). Altes, grosses Exemplar, welches rechts unten einen „normalen" Cereusspross getrieben hat.

Eine gewisse Ähnlichkeit mit einer Mamillaria ist insofern hier vorhanden, als statt der fortlaufenden Rippen teils isolierte, unregelmässige, stacheltragende Vorsprünge, teils unterbrochene Rippen etc. vorhanden sind, eine Erscheinung, welche, dem fertigen Zustande nach zu urteilen, wie schon Zuccarini vermutete, auf einer Spaltung resp. Vermehrung der die Stengelkanten bildenden, bei Besprechung der Kakteen ausführlicher zu besprechenden Organe beruht. Diese Missbildung wächst langsamer als die Normalform, De Candolle's Angabe, dass sie nie mehr als einen Fuss hoch sei, kann sich übrigens nur auf junge Exemplare beziehen, es gibt alte, die über einen Meter Höhe erreichen. An einem alten Exemplare eines solchen Cereus hatte ich im botanischen Garten zu Leyden**) Gelegenheit, den in Fig. 5 abgebildeten Rückschlag zu beobachten. Nahe an der Basis des Exemplars entsprang ein fünfkantiger, normaler Cereusspross von bedeutender Höhe, welcher sich oben, wahrscheinlich infolge einer Verletzung des Gipfels, verzweigt hatte. Von besonderem Interesse war mir, dass dieser normale Cereusspross an seiner Basis wieder zwei kurze Seitensprosse besass, welche die

*) Angeführt bei De Candolle, Revue de la famille des Cactées pag. 42.

**) Herr Witte, der treffliche Hortulanus dieses reichhaltigen Gartens, hat die Pflanze, wie er mir mitteilte. in der holländischen Gartenzeitschrift „Sempervirens" erwähnt.

Monstrosität zeigten. So war also zunächst in dem alten monströsen Exemplare die Anlage zu normalen Sprossen jahrelang latent vorhanden gewesen (und ähnliche Fälle werden sicher auch sonst noch beobachtet worden sein), in dem normalen Spross aber die zur Monstrosität. Darauf wird unten zurückzukommen sein, hier seien zunächst noch einige andere Beispiele angeführt. Eine andere Kakteenmissbildung ist die der Verbänderung; der Spross wird zu einem unregelmässig hin und her gebogenen, flachen, einem riesigen Hahnenkamm vergleichbaren Gebilde. So Echinopsis multiplex var. cristata. An einem grossen Exemplare dieser Pflanze*) beobachtete ich seitlich von dem Kamm entstehende normale Sprosse, ebenso bei Mamillaria Wildiana var. cristata (im „botanischen“ Garten in Gent). Übrigens erhielt ich monströse Formen, der oben für Cer. peruvianus**) beschriebenen entsprechend, auch bei der Aussaat einer andern Cereusart (Cereus eburneus?), was ich hier gelegentlich anführe.

Diese Rückschläge sind solche von einer Monstrosität zur normalen Form, welche hier unzweifelhaft die Stammform der Monstrosität darstellt. Aber in ganz übereinstimmender Weise kommen Rückschläge, wie unten gezeigt werden soll, auch bei Kakteen vor, welche ganz „normal“ sind, aber eine von ihrer ursprünglichen Form abweichende Ausbildung erfahren haben. Es wird von Interesse sein, hier zunächst noch einige andere Fälle anzuführen, wozu ich zuerst zwei Beispiele von Pflanzen wählen will, deren Blätter verkümmern, während die Sprossachsen flach gestaltet sind und die Blattfunktion mit übernehmen. Mühlenbeckia platyclados ist eine in botanischen Gärten vielfach gezogene Polygonee, mit flachen, grünen, durch die Knoten gegliederten Sprossen, deren Blätter „normal“ zu unscheinbaren häutigen Scheiden verkümmert sind, welche man überhaupt nur bei genauerer Betrachtung bemerkt. Diese Pflanze zeigt Rückschlagserscheinungen in verschiedener Abstufung; einmal das Auftreten von pfeilförmigen, gestielten, wohlentwickelten, grünen Laubblättern an Flachsprossen, und dann, als weiter zurückgehenden Rückschlag, das Auftreten cylindrischer Sprosse. Einen solchen cylindrischen Spross sah ich aus dem untern Teile eines alten Exem-

*) In Brüssel.

**) Ob die Art wirklich Cereus peruvianus ist, oder eine mit letzterer nahe verwandte, ist unentschieden, und für die hier verfolgte Auseinandersetzung ganz gleichgiltig.

plares hervortreten.*) Es scheint mir dieser Entstehungsort von Bedeutung zu sein; er entspricht dem oben für den Rückschlagsspross

Fig. 6. Mühlenbeckia platyclados. Die normale, gewöhnliche Sprossform ist die rechts abgebildete, Blätter zu häutigen Scheiden verkümmert. Links ein Spross, bei welchem die Blätter entwickelt, die Internodien aber noch flach sind. In der Mitte ein Rückschlagsspross, dessen Blätter entwickelt, dessen untere Internodien ganz cylindrisch sind, während die oberen sich abzuflachen beginnen.

von C. peruvianus geschilderten, und sonstigen Erfahrungen, welche zeigen, dass Rückschlagssprosse vornehmlich an solchen Stellen auftreten, welche den Stellen intensiven Wachstums ferne liegen, und zu denen, allgemein gesprochen, nur ein geringer Zufluss

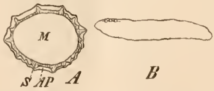


Fig. 7. Querschnitte durch verschiedene Regionen eines Rückschlagssprosses von Mühlenbeckia platyclados. *A* Querschnitt durch ein unteres, annähernd cylindrisches Internodium, *B* Querschnitt durch den obern, abgeflachten Teil, *S* Steifungsring (incl. Holz), *M* Mark, *AP* Assimilationsparenchym.

*) In seinem obern Teile flacht sich dieser Spross, wie der Querschnitt Fig. 7 *B* zeigt, wieder ab, aber dies Internodium ist noch lange nicht so flach, wie die „normalen", die Dicke eines dünnen Kartons besitzenden.

von Bildungsstoffen stattfindet. Dies zeigt auch die Erfahrung von Colletia. Colletia cruciata und bictoniensis sind ausgezeichnet durch Sprosse, wie der in Fig. 8 *A* abgebildete. Die Blätter, an jugendlichen Sprossen noch, wenn auch in geringer Grösse, vorhanden, fallen sehr



Fig. 8. Colletia cruciata. *A* „normaler", *B* Rückschlagsspross (von ein und derselben Pflanze).

bald ab, die Sprossachsen höherer Ordnung werden zu Dornen eigentümlicher Gestalt, sie sind nämlich mit assimilierendem Parenchym überzogen und in vertikaler Richtung verbreitert. Wir haben einen Strauch resp. Baum vor uns, welcher einem trocknen Standort mit intensiver Beleuchtung angepasst ist. Wie diese Form entstanden ist,

darüber können, wie ich glaube, Rückschlagssprosse, wie ich sie öfters (z. B. an Exemplaren der botanischen Gärten in Lüttich und Berlin) auftreten sah, Aufschluss geben. Es sind dies Sprosse mit cylindrischen, grünen Dornen, welche in der Achsel kleiner Laubblätter stehen. Diese Zweige stimmen nun ganz ausserordentlich überein mit denen, welche andere Arten zeitlebens besitzen, z. B. Colletia spinosa und C. serratifolia; wahrscheinlich haben auch die Keimpflanzen von C. cruciata dieselbe Form, leider keimten die von mir ausgesäeten Samen nicht, und in der Litteratur habe ich keine brauchbare Angabe darüber finden können. Aus den angeführten Thatsachen liegt es nun sehr nahe, den Schluss zu ziehen, dass Coll. cruciata abstammt von einer Form, welche durch die der Rückschlagssprosse dargestellt wird, dass also, wenn wir ausgehen von einem normal beblätterten Strauche, zunächst eine Verringerung der Blattgrösse eintrat, wobei, ähnlich wie bei unserm Besenginster und in vielen anderen Fällen, die mit grünem Gewebe bekleideten Sprossachsen die Blattfunktion teilweise ersetzen. Später fand dann eine Oberflächenvergrösserung, eine Verbreiterung der blattlosen, assimilierenden, ursprünglich cylindrischen Sprosse statt (und zwar hier in vertikaler Richtung), ein Vorgang, der unten bei Schilderung der Kakteen in verschiedenen Verwandtschaftsreihen nachzuweisen sein wird. Überhaupt ist dieser Entwickelungsprozess meiner Ansicht nach ein sehr verbreiteter. Nehmen wir z. B. die Asparagineen. Bei ihnen sind die Blätter zu kleinen Schuppen verkümmert, die Sprossachsen haben deren Funktion übernommen. Nun ist zwar meines Wissens kein Fall davon bekannt, dass ein mit flachen, blattähnlichen Sprossen (Phyllocladien) besetzter Ruscus einen cylindrischen Rückschlagsspross gebildet hätte (nur das Auftreten von Laubblättern mit langem Stiele und eiförmiger grüner Spreite am untern Teile der oberirdischen Sprosse von R. racemosus ist beobachtet worden*), allein der Vergleich mit den blattlosen grünen Zweigen von Asparagus legt diese Annahme wenigstens sehr nahe. Zudem wird

---

*) Vgl. Askenasy, Botan.-morphol. Studien, pag. 22. Damit stimmt überein die Thatsache, dass bei Neottia nidus avis, der bekannten saprophytisch lebenden Orchidee, zuweilen ein grünes Laubblatt auftritt. Dass „normal" verkümmerte Organe gelegentlich sich entwickeln, ist übrigens häufig genug. Beim Vergleich einer grösseren Anzahl von Veronicablüten wird man selten solche mit mehr als zwei Staubblättern vermissen, ebenso treten bei den Cruciferen die „normal" fehlgeschlagenen Deckblätter gelegentlich auf etc. etc.

unten bei Besprechung der Rhipsalideen gezeigt werden, dass auch hier innerhalb ein und derselben Gattung aus blattlosen Sprossen einmal Flachsprosse und dann bei anderen Arten cylindrische, in grösserer Menge (wie bei Asparagus) gebildete, entstanden.

Äussere Umstände scheinen in manchen Fällen das Erscheinen von Rückschlagssprossen zu begünstigen. Eine höchst merkwürdige Veronica-Art ist die in den Alpen Neuseelands wachsende Veronica cupressoïdes. Sie trägt ihren Namen mit Recht: selbst Coniferenkenner, denen ich die Pflanze zeigte, hielten sie zunächst für eine Cupressinee*). Sie gleicht Cupressineen in der That sehr durch die



Fig. 9. Veronica cupressoïdes. Spitze eines unter einer Glasglocke in feuchter Luft kultivierten Sprosses. In den alten Teilen *(B)* liegen die Blätter der Stammoberfläche an, die neugebildeten Blätter breiten sich aus.

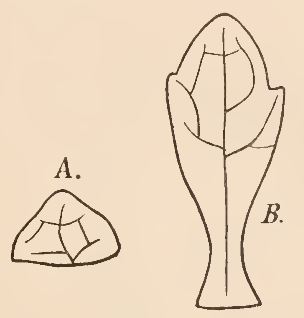


Fig. 10. Veronica cupressoïdes. Blattumrisse vergrössert. *A* von einem „normalen", *B* von einem in feuchter Luft gezogenen Exemplar.

schuppenförmigen, der Sprossoberfläche anliegenden Blätter. Die geringe Grösse und die Stellung der Blätter nähert solche Sprosse sehr den blattlosen mit grünen assimilierenden Sprossachsen, also einer Pflanzenform, wie wir sie als „Anpassung" an trockene Standorte viel-

*) Cupressineenhabitus findet sich bei Pflanzen aus verschiedenen Familien. So bei der, in der Wüste Atacama lebenden Composite Polycladus cupressinus (vgl. Philippi, Florula Atacamensis, Halle 1860, pag. 34), die Pflanze hat „folia crassa, linearia, confertissima, imbricata, adpressa", worin sich die „Anpassung" an den Standort ohne weiteres ausspricht; ferner eine Francoacee, Niederleinia juniperoïdes, welche Hieronymus am Rande von Salzsümpfen in Patagonien aufgefunden hat (auf andere Salzpflanzen wird unten, bei Besprechung der Sukkulenten, kurz zurückzukommen sein). Vgl. Hieronymus: Niederleinia juniperoides, el representante de un nuevo género de la familia de las Frankoineas, boletin de la Academia nacional etc. Córdoba.

fach antreffen. An einem Exemplar, welches ich unter einer Glasglocke in feuchter Luft zog, änderte sich das Aussehen der Sprosse beträchtlich: statt der anliegenden kleinen, schuppenförmigen Blätter entwickelten sich an allen Zweigen abstehende, mit einem Stiele versehene, und an ihrer Spreite Andeutungen einer Gliederung zeigende Blätter (Fig. 10 *B*), und während die kleinen schuppenförmigen Blätter nur auf ihrer Unter-(Aussenseite) Spaltöffnungen trugen, besassen die abstehenden, wie Fig. 10 *B* zeigt, viel grösseren Blätter Spaltöffnungen auf beiden Seiten. Dies erinnert an das Verhalten einiger monokotylen Wasserpflanzen. Alisma Plantago und Sagittaria sagittaefolia bilden — mögen sie auf dem Lande oder im Wasser keimen — zunächst bandförmige, breiten Grasblättern ähnliche Blätter. Auf dem Lande oder in seichtem Wasser folgen dann die mit Stiel und Spreite versehenen, über das Wasser hervortretenden, aber in tiefem oder raschfliessendem Wasser bleibt die Pflanze bei der Jugendblattform stehen. Dass wir die beschriebenen abweichenden Blätter von Veronica cupressoïdes als Rückschlag zu betrachten haben, erscheint mir zweifellos; diese Rückschlagsblätter mögen gelegentlich auch ohne wahrnehmbare äussere Ursache auftreten, aber dass ein längeres Verweilen in einer feuchten Atmosphäre das Auftreten einer Blattform begünstigt, welche eine energischere Transpiration ermöglicht, scheint mir aus dem oben Erwähnten hervorzugehen. Genauere Mitteilungen über den Einfluss äusserer Bedingungen auf die Blattbildung dieser Pflanze werde ich bei späterer Gelegenheit geben, hier sei nur noch erwähnt, dass unsre Filago minima sich einigermassen analog zu verhalten scheint. Auf sandigen, dürren Äckern der Umgebung Marburgs sind die Blätter dieser Pflanze steil aufgerichtet, der Stammoberfläche angedrückt, bei in feuchter Luft gezogenen Pflanzen stehen sie vom Stamme ab, doch sind meine Untersuchungen darüber noch nicht abgeschlossen.

Im Anschluss an die Veronica cupressoïdes möchte ich hier das Verhalten einiger Cupressineen kurz erwähnen. An Juniperus-Arten sind Rückschlagserscheinungen sehr verbreitet. Während Juniperus communis z. B. abstehende, oben mit Wachsstreifen versehene Nadeln besitzt, sind bekanntlich bei anderen Wachholderarten die Nadeln schuppenförmig und dem Stamm angedrückt wie bei Cupressus, so bei Jun. virginiana, Sabina, chinensis u. a. Besonders bei letzterem treten in unsern Gärten Rückschlagssprosse mit abstehenden und denen des gemeinen Wachholders sehr ähnlichen Nadeln ungemein

häufig auf, bei den anderen Arten muss man schon mehr darnach suchen, ich traf sie aber bei allen daraufhin geprüften an (vgl. Fig. 11), dagegen konnte ich sie bei Thuja und Biota bis jetzt nicht finden. Diese Rückschlagssprosse stimmen in ihrer Blattbildung überein mit den Keimsprossen der betreffenden Pflanzen, welche ihrerseits übereinstimmen mit Blattbildungsverhältnissen, welche andere verwandte Arten zeitlebens besitzen, und wie sie wohl auch der hypothetischen gemeinsamen Stammform eigen waren. Um die Beispiele nicht zu sehr zu häufen, will ich nur noch ein einziges anführen. In den Gärten findet man zuweilen unter dem Namen „Hedera Helix var. arborea" Epheubäumchen, welche sich von der bekannten kriechenden Form durch ihren aufrechten, buschigen Wuchs und ihre Blattform unterscheiden. Diese Epheubäumchen sind nun bekanntlich keine „Varietät", sondern Pflanzen, welche aus Stecklingen (oder Pfropfreisern) der Zweigform erwachsen sind, welche der Epheu im blühbaren Alter annimmt. Dann ändert sich bekanntlich die Blattstellung, die Blattform und die Richtung der Epheusprosse, während die kriechenden Sprosse mit gelappten, zweizeilig gestellten Blättern versehen und plagiotrop sind, haben die blühbaren noch $^2/_5$ gestellte Blätter von rhombischem Umriss und sind orthotrop. Aus den basalen Teilen der Epheubäumchen entwickeln sich nun zuweilen Rückschlagssprosse, welche in Form und Richtung mit den plagiotropen Sprossen übereinstimmen, also kriechen und sich bewurzeln.*)



Fig. 11. Juniperus chinensis. Mit Rückschlagssprossen *B*, welche oben teilweise wieder in die „normale" Form übergehen. M. G.

Alle diese Fälle, denen sich leicht zahlreiche andere anreihen liessen, sind von grossem Wert für die Frage, wie wir uns die Umbildung von Pflanzenformen vorzustellen haben. Ich habe früher für die Umbildung der Organe nachzuweisen versucht, dass hier eine

*) Vergl. darüber eine Notiz bei Carrière, Production et fixation des variétés dans les végétaux pag. 49.

wirkliche, reale Umbildung vorliege, und diese im Widerspruch gegen die Anschauungen der „Morphologen“ stehende Behauptung auch experimentell zu stützen versucht. Die Rückschläge zeigen uns nun, dass hier ganz derselbe Fall vorliegt. Alle und jede Umbildung, mag sie ein einzelnes Organ oder eine ganze Pflanze im Verlaufe ihrer Entwickelung betreffen, besteht darin, dass zu dem Vorhandenen etwas Neues hinzutritt, welches nun die Umänderung hervorruft. Wird dieser neu hinzugetretene Faktor abgeschwächt, so kann das ursprüngliche Formverhältnis wieder hervortreten und erscheint dann als Rückschlag. Dies sind freilich sehr allgemeine Bezeichnungen, aber darüber hinaus werden wir wohl zunächst nicht kommen.

I.

SUKKULENTEN.



Die Abhängigkeit der Pflanzen von äusseren Bedingungen tritt kaum in einer andern Hinsicht so handgreiflich hervor, als in ihrer Beziehung zum Wasser. Jedermann weiss, dass die Spärlichkeit oder der Mangel aller Vegetation von Wüsten bedingt wird durch den Wassermangel, und dass die Wasserversorgung für die Pflanze eine ungemein wichtige Rolle spielt. Alle lebenden Pflanzenteile sind ja von Wasser durchtränkt, und bedeutende Mengen von Wasserdampf werden im Verlaufe einer Vegetationsperiode an die Atmosphäre abgegeben. Ist doch die Oberflächenentwickelung der Pflanzen oft eine sehr bedeutende. Welche Rolle die Transpiration im Gesamtstoffwechsel spielt, ist von Sachs auf das Klarste dargelegt worden, es genügt, hier nur darauf hinzuweisen. Auch die Einrichtungen zur Regulierung der Transpiration können hier übergangen werden. Der Gegenstand unsrer Schilderung sind Pflanzen, welche auch an scheinbar sehr ungünstigen, langen Trockenperioden ausgesetzten Örtlichkeiten zu wachsen vermögen. Pflanzen, die dazu im stande sind, zeigen verschiedene Einrichtungen, welche sie dazu befähigen. Die einfachste, aber nur bei niederen Pflanzen, Moosen, Flechten, manchen Algen etc. sich findende ist die, dass sie durch Austrocknung nicht getötet werden. Andere verringern ihre, Wasserdampf abgebende Oberfläche, und dies entweder nur zeitweilig, indem sie in der trocknen Jahreszeit ihre Blätter abwerfen, oder indem sie dieselben von vornherein auf einem frühern oder spätern Stadium ihrer Entwickelung verkümmern lassen. Wieder andere besitzen sehr tiefgehende Wurzeln, besondere Einrichtungen, um Wasser aufzunehmen, oder solche, um dasselbe für die Zeit der Trockenperioden zu speichern. Diese Wasserspeicherung kann in den verschiedensten Organen erfolgen, welche dadurch dann häufig fleischig anschwellen. Geschieht dies mit Blättern oder Sprossachsen, so bezeichnet man die betreffenden Pflanzen als Sukkulenten. Die einzelnen, eben aufgezählten „Anpassungen“ an trockene Standorte sind aber nicht scharf getrennt,

weder voneinander noch von den Verhältnissen der übrigen „normalen“ Pflanzen. Bei denjenigen Sukkulenten, welche die Sprossachsen zu Wasserspeichern ausgebildet haben, fehlen gewöhnlich die Blätter. Aber es gibt auch reichbeblätterte Bäume, welche in ihrem eigentümlich ausgebildeten Stamme Wasser speichern, und die Blätter nur zur Zeit der Trockenperiode abwerfen. Die Stammoberfläche hat hier also nicht, wie bei den Kakteen, zugleich die Funktion, an Stelle der fehlenden Blätter als Assimilationsorgan zu dienen. Eine anschauliche Schilderung der Vegetationsbedingungen dieser, unten etwas näher zu beschreibenden Bäume gibt Martius*) bei einer Schilderung der trockenen, im Sommer kahlen Wälder, welche in einigen Gegenden Brasiliens vorkommen, und den Namen Catinga führen.

Diese Catingas (sommerkahle, trockene Wälder) unterscheiden sich dadurch von den Urwäldern, dass ihre Bäume weniger hoch sind (etwa 20—40 Fuss) und nicht so dicht stehen, auch ist der Untergrund, wenigstens während eines Teiles des Jahres, nicht von Gras und Kräutern bedeckt. Es kann leicht vorkommen, dass ein, ja unter Umständen zwei Jahre vergehen, bis diesen, in dem trockensten Teile des Landes gelegenen Wäldern soviel Feuchtigkeit zugeführt wird, dass sie sich wieder belauben. In solchen langen Trockenperioden sieht man nichts Grünes, als die Sprosse der Kakteen. In solchen Gegenden, wo das ganze Jahr über genügende Wassermengen zu Gebote stehen, sind die Bäume der Catingawälder beständig belaubt, und besitzen grössere, glänzendere Blätter. (Es wäre von Interesse, zu erfahren, ob es sich dabei in der That um dieselben Arten handelt, wie in den sommerkahlen Catingawäldern, ob, wenn dies der Fall ist, nicht etwa eine Art zwei, verschiedenen äusseren Bedingungen angepasste „Varietäten“ besitzt — etwa wie Sommer- und Wintergerste — und wie lange die Ruheperiode durch Trockenheit verlängert werden kann, ohne dass das Wiederaustreiben unterbleibt — Fragen, welche nur in Brasilien selbst gelöst werden können.) Übrigens kann auch die winterliche Ruheperiode unserer Pflanzen künstlich verlängert werden, wenn man das Austreiben durch niedere Temperatur verhindert, wie dies neuerdings behufs der Entwickelung von Frühlingsblumen im Herbst geschieht.**) Sobald aber Regenzeit

*) Martius, Flora brasiliensis, tabulae physiognomicae explicatae, pag. XXX, „silva aestu aphylla quam dicunt Caa-tinga.“

**) Auch können Pflanzen sich mehrere Jahre lang in gefrorenem Zustand befinden, ohne dadurch ihre Entwickelungsfähigkeit einzubüssen. Charpentier

oder reichlicher Taufall eintritt, erscheinen die Blätter der vorher blattlosen Bäume mit wunderbarer Schnelligkeit. So kann es leicht geschehen, dass man an einem glühend heissen Abend in einem blattlosen Walde sein Lager aufschlägt, und nach einer Regennacht einen Wald durchwandert, welcher wie durch Zauberschlag im zarten Grün wohlriechender Blätter prangt. Aber auch im belaubten Zustand bieten diese Wälder wegen der Kleinheit ihrer Blätter und der eigentümlichen Stellung derselben an den Zweigspitzen, sowie durch den Habitus der Blüten ein eigentümliches Bild. Die Catingawälder bestehen aus einer grösseren Zahl von Arten, als unsere Laubwälder, mit denen sie im blattlosen Zustand verglichen werden können, wobei übrigens zu bemerken ist, dass nicht selten in den Catingas einzelne Bäume oder Sträucher auch in der trocknen Jahreszeit ihr Laub behalten, dasselbe ist dick, lederartig und mit einer Haardecke versehen, wie z. B. bei Colicodendron, oder beschuppt, wie bei vielen Crotonarten. Von Pflanzen, welche besondere Wasserspeicher haben, treten zunächst zwei hervor. Einmal Spondias tuberosa, Aruba, und dann die Barigudas. Über die Wasserspeicher der ersteren habe ich mir nach den Beschreibungen von Martius und Gardner*) kein klares Bild machen können. Es geht daraus aber soviel hervor, dass dieselben sich an den Wurzeln befinden und hohl sind. Es wird das in ihnen enthaltene Wasser trotz seines terpentinartigen Beigeschmacks von Reisenden nicht selten genossen.

Die „Bariguda“ ist eine Bombacee, ausgezeichnet durch ihren tonnenförmig angeschwollenen Stamm. Diese Anschwellung fällt wohl (— ich hatte keine Gelegenheit, einen Stamm zu untersuchen —) hauptsächlich auf die Entwickelung des Markes, welches als Wasserbehälter dient. Dieselbe Erscheinung findet sich bei den freilich sehr viel kleineren, in unseren Gewächshäusern nicht selten kultivierten

---

(essai sur les glaciers etc. Lausanne 1841, pag. 97) führt einen Fall an, in welchem Trifolium alpinum und caespitosum, Geum montanum und Cerastium latifolium von 1817—1822 mit Eis bedeckt waren und 1823 beim Zurücktreten des Gletschers von Tour wieder austrieben.

*) Letzterer (Gardner, Reise in Brasilien, deutsch von Lindau, I. Bd., pag. 270) schildert Spond. tuberosa als einen Baum mit lang ausgebreiteten, horizontalen, nicht tief in die Erde gehenden Wurzeln. An diesen finde man in kurzen Zwischenräumen runde Anschwellungen von schwarzer Farbe von etwa 8 Zoll Durchmesser, welche aus einer zellenförmigen, mit Wasser gefüllten Masse bestehen und offenbar dazu bestimmt sind, die Pflanze in der trocknen Zeit zu erhalten.

Stämmen einer Euphorbiacee, der Jatropha podagrica, auch hier sind die Stämme tonnenförmig angeschwollen durch mächtige Entwickelung des Markes und machen eine blattlose Ruheperiode durch. Während aber dieselben nur eine Höhe von etwa $^1/_2$ Meter erreichen, ist dies bei den Bombaceen nicht der Fall, Gardner (a. a. O. pag. 169) mass von der Chorisia ventricosa ein Exemplar, welches an dem aufgeschwollenen Stammteile 30 Fuss Umfang hatte, ober- und unterhalb der Anschwellung betrug der Stammumfang nur 8 Fuss. Ähnlich verhält sich offenbar Bombax globosum Aubl. ein Baum, welcher riesige Grössenverhältnisse aufweist. Appun fand ein Exemplar am Takuta von über 125 Fuss Höhe, seine Äste breiteten sich über eine Fläche von 140 Fuss (Durchmesser?) aus, und der Umfang des Stammes betrug 2 Fuss über der Erde 60 Fuss. Der untere Teil des Stammes lief in tafelförmige Wände*) von 10 Fuss Höhe strahlenförmig aus, welche sich erst in einer Höhe von 15 Fuss über der Erde zu einem runden Stamme vereinigten, der in der Höhe von 30 Fuss tonnenartig angeschwollen war, und dann sich plötzlich wieder verdünnte und die gewaltigen Äste abzweigte. Offenbar sind in dem Verwandtschaftskreise der Bombaceen solche tonnenförmige Stammanschwellungen kein seltenes Vorkommnis, denn auch die in den tropischen Gegenden des östlichen Australiens wachsende Delabrochea rupestris**) Mitch. zeigt dieselben.

Auch Kakteen bilden einen wichtigen Bestandteil der Catingavegetation. Ich habe die letztere als Beispiel erwähnt, weil sie in lehrreicher Weise das Nebeneinandervorkommen verschiedener Einrichtungen zeigt, welche ermöglichen, Trockenperioden zu überstehen: Verringerung der Oberfläche durch Laubabwerfen (z. B. Chorisia) oder gänzliche Verkümmerung derselben (Kakteen) oder Schutz der bleibenden Blätter gegen Transpiration durch den Bau des Blattes (s. o.), ferner Wasserspeicherung in verschiedener Form (Chontrisia, Spondias, Kakteen). Auch die rasche Entfaltung der ruhenden Vegetation in diesen, längere Zeit trockenen Landstrichen sobald die ersten Regen fallen, wird in ganz ähnlicher Weise auch von anderen Gegenden geschildert. Von der Karroo z. B. sagt Lichten-

*) Solche „Brettwurzeln" finden sich bekanntlich bei vielen tropischen Bäumen; sie werden in Singapore z. B. teilweise zur Anfertigung von Tischplatten benutzt.

**) Vgl. Walpers, Annalen II, pag. 160.

stein:*) „Im Sommer dürret die Sonne den Karrooboden fast zu der Härte eines gebrannten Ziegels, alle Vegetation erstirbt, nur die Mesembryanthemeen und andere Saftgewächse leben fort, und unter der oberen Rinde die Wurzeln der Gorterien, Berkheyen und Aster, wie die Zwiebeln der Zwiebelgewächse, welche die vorsorgliche Natur hier mit einem zehnfachen elastischen Netz holziger Fasern überzog und so vor dem Erdrücken des erhärteten Lehmes schützte. Sobald in der kühleren Jahreszeit der Regen bis zu ihrem Lager durchdringt, saugen diese Fasern die Feuchtigkeit ein und dehnen quillend den zähen Thon aufwärts, indes unter ihrem Schutze die junge Zwiebel sich bildet und bald ihren Keim entfaltet. Der nächste Regen findet das Erdreich schon aufgelockert, die Schafte zum Durchbruch bereit, und in wenigen Tagen deckt sich die ganze unübersehbare Weite mit einem Teppich üppigen Grüns.“ In den Zwiebel- und Knollengewächsen sind die Anlagen schon fertig vorhanden, welche sich bei Wasserzufluss rasch entfalten. Sie sind einer kurzen Vegetationsperiode angepasst und überstehen die Trockenheit durch ihre unterirdischen ausdauernden Organe. Gerade die lange Austrocknung scheint aber die Raschheit der Entfaltung wesentlich mit zu bedingen. Die Anlage neuer Organe geht zur Zeit der Ruheperiode vor sich, wenn wir von den bei uns kultivierten Zwiebel- und Knollenpflanzen schliessen dürfen, von denen z. B. die Tulpen ihre Blüten Anfang August, also wenn ihre Vegetationsperiode längst vorüber ist, anlegen. Sind die Knollen oberirdisch, so bedürfen sie natürlich eines ausgiebigen Schutzes gegen Transpiration. Testudinaria elephantipes, eine Dioscoree, welche eine der sonderbarsten Pflanzen der Karroo ist, bildet solche oberirdische Knollen von, bei alten Exemplaren, riesigen Dimensionen. Die Knollen sind von einem dicken, in einzelne Facetten zersprengten Korkmantel umgeben, die beblätterten Triebe sterben, wenn die Trockenperiode herannaht, ab, und verhalten sich so biologisch ähnlich wie die Blätter einer Zwiebelpflanze, oder auch wie die der Zweige des Barigudabaumes, nur dass die Zweige des letzteren ein auf dem Wasserspeicher stehenbleibendes, sich allmählich vergrösserndes Gerüst bilden, während die Testudinaria, soweit die kultivierten Pflanzen ein Urteil gestatten, in jeder Vegetationsperiode aus der Knolle neue Sprosse treibt.

Ähnliche Einrichtungen, wie bei Testudinaria, kommen übrigens auch, wie es scheint, bei anderen Monokotylen vor. So schildert

*) Reisen im südlichen Afrika, 1811. I, pag. 197.

Hooker*) kultivierte Exemplare von Dasylirium Hartwegianum. Dieselben besassen Knollen, welche 1½ Fuss lang waren und beinahe ebenso hoch über die Erde emporragten, ihre offenbar von einem Korkmantel bedeckte Oberfläche war mit einer Anzahl von Hervorragungen besetzt, von denen einzelne Blattbüschel trugen. Ist dies der normale Zustand der Pflanze, welche (in Mexiko) offenbar an trockenen Standorten wächst, so leuchtet — abgesehen von der äussern Form der beblätterten Sprosse — die Übereinstimmung mit Testudinaria ein, und einen analogen Fall werde ich unten für eine Euphorbia nachweisen. Als eine Art Übergang zu Dasyl. Hartwegianum könnte man z. B. das Verhalten von Dasyl. robustum betrachten. Ich sah von dieser Pflanze Exemplare, deren Stamm unten knollenförmig angeschwollen war, wobei der äussere Teil der Korkhülle ähnliche Zersprengung in Facetten erfahren hatte, wie bei Testudinaria. Denkt man sich den cylindrischen Stammteil fort und an dem knolligen Stamm Verzweigungen auftreten, so ergibt sich das Verhalten von Dasyl. Hartwegianum. Übrigens wird in diesen Knollen etc. natürlich nicht ausschliesslich nur Wasser gespeichert, sondern auch andere Reservestoffe, wie ja andererseits auch in den Zwiebeln und Knollen unsrer Flora Wasser mit als Reservestoff auftritt.

Wenden wir uns zu den eigentlichen Sukkulenten, Pflanzen mit fleischigen Blättern oder Sprossachsen, so sei von vornherein bemerkt, dass die Strandpflanzen dabei ausser Betracht gelassen werden sollen. Eine ganze Unzahl von in der Nähe der See, also auf „salzigem“ Boden wachsenden Pflanzen zeigt nämlich fleischige Beschaffenheit, und zwar auch aus Familien, denen dieselbe sonst nicht zukommt. So z. B. unter den Caryophylleen Honkenia peploïdes u. a., unter den Cruciferen Cakile maritima, unter den Umbelliferen Crithmum maritimum, während die Chenopodiaceen z. B. eine grosse Anzahl sukkulenter Formen aufweisen.

Leider ist die Frage, inwieweit die Sukkulenz der Strandpflanzen durch den Salzgehalt bedingt wird, noch nicht durch, auf zahlreiche Formen ausgedehnte und längere Zeit hindurch fortgesetzte, Kulturversuche beantwortet. Einzelne Angaben darüber liegen zwar vor, indes ist zu bemerken, dass Zahlen-Angaben meist fehlen, und dass es in vielen Fällen recht schwierig ist, zu unterscheiden, ob ein Blatt mehr oder minder „fleischig“ ist. Von Pflanzen, welche am Seestrand sukkulenter werden, werden namentlich Lotus corniculatus, Plantago

*) In Curtis, Botanical magazine. III. Ser. Vol. XV. Tabl. 5699.

major, Atriplex rosea, Blitum polymorphum u. a. genannt. Willkomm*) erwähnt, dass Salsola Kali und Halogeton sativus in nicht salzhaltigem Boden ihre Blätter sehr bald in membranöse verwandeln. Scrophularia frutescens, welche an sonnigen Felsen (ihrem gewöhnlichen Standort) steife, doch dünne Blätter besitzt, erhält am Strande fleischige Blätter von mehr als eine Linie Dicke. Ähnliches gibt Batalin**) für Salicornia herbacea an, ohne Kochsalz erzogene Pflanzen sollen „gar nicht saftig und fleischig“ gewesen sein. Wenn daher Johow***) von einer westindischen Strandpflanze, der Amarantacee Philoxerus vermiculatus anführt, „während an besonnten Standorten die Blätter eine cylindrische, drehrunde Gestalt besitzen, sind sie im Schatten, wo die Pflanze ausnahmsweise zuweilen zur Entwickelung kommt, scheibenförmig und relativ dünn“, so ist zu bemerken, dass die interessanten, an dieser Pflanze beobachteten Verschiedenheiten in der Blattbildung nicht ohne weiteres auf die Verschiedenheit von sonnigem und schattigem Standort zurückgeführt werden dürfen. Erstens würde die Frage nach dem Salzgehalt des Bodens zu berücksichtigen sein, und zweitens kommt bei „sonnigem“ und „schattigem“ Standort nicht nur die Verschiedenheit der Lichtintensität in betracht, sondern auch die Verschiedenheit in den Transpirationsbedingungen.

Indem ich bezüglich dieser Fragen auf eine spätere, auch die Angaben von Prillieux und Vesque berücksichtigende Untersuchung verweise, möchte ich hier nur darauf hinweisen, dass die Sukkulenz vieler Strandpflanzen denselben an sandigen, der Wasserversorgung ungünstigen Standorten, z. B. in den Dünen, ohne Zweifel ebenso von Nutzen ist, wie anderen an trockenen Standorten wachsenden Pflanzen. Aber es würde verfehlt sein, dies ohne weiteres als eine „Anpassung“ an trockene Standorte zu betrachten. Denn manche dieser Pflanzen wachsen mit Vorliebe an nassen Standorten. So z. B. an unsrer Nordseeküste Salicornia herbacea, eine Pflanze, bei welcher man nach dem äussern Habitus vermuten würde, sie sei an recht trockene Standorte angepasst. Denn sie besitzt einen fleischigen Stengel, an dem die Blätter nur noch ganz rudimentär hervortreten. Die Pflanze wächst aber in Menge am Strande des Wattenmeeres, an Stellen,

---

*) Willkomm, Die Strand- und Steppengebiete der iberischen Halbinsel pag. 1, 2, 4.

**) Wirkung des Chlornatriums auf die Entwickelung von Salicornia herbacea, Referat im bot. Centralblatt, Bd. XXVI, pag. 12.

***) Pringsheim's Jahrbücher XV. pag. 305.

welche wohl bei der Ebbe freiliegen, bei Flut aber teilweise überschwemmt werden (so z. B. auf Norderney), während die Sukkulenten sonst gegen Nässe sehr empfindlich sind und leicht faulen. Die ganze Salzpflanzenfrage scheint mir in verschiedener Hinsicht noch genauer Prüfung bedürftig, sie ist aber auch für die anderen Sukkulenten von besonderem Interesse, worauf hier indes nicht näher eingegangen werden soll. Welch starke Wasserspeicherung aber in manchen Strandpflanzen auftritt, mag Fig. 17 *A* zeigen, ein Blattquerschnitt von Spinifex squarrosus, einem in Südasien verbreiteten Strandgras, bei welchem das Wassergewebe den grössten Teil des Querschnitts einnimmt.

Die Sukkulenten lassen sich zunächst trennen in Stammsukkulenten und Blattsukkulenten, wobei aber zu bemerken ist, dass manche Pflanzen beide Formen vereinigen, und dass eine Abtrennung den nicht sukkulenten Pflanzen gegenüber ganz unmöglich ist. Es kommen Sukkulenten in zahlreichen Verwandtschaftskreisen vor. Es gibt jedoch einzelne Familien, von denen seit langer Zeit bekannt ist, dass sie sich durch einen besondern Reichtum an sukkulenten Formen auszeichnen. So die Crassulaceen, von denen ich als Beispiel nur Sedum, Echeveria, Cotyledon, Bryophyllum, Rochea, Sempervivum nenne, während z. B. Bulliarda aquatica eine Crassulacee ist, welche im Wasser wächst, bei welcher also von Wasserspeicherung keine Rede sein kann. Auch die an feuchten Orten wachsenden Tillaea-Arten wird man kaum als Sukkulenten bezeichnen können.*) Auch die mit den Crassulaceen verwandten Mesembryanthemeen bestehen fast ausschliesslich aus sukkulenten Formen, ebenso die Kakteen, während bei den Euphorbiaceen, wie unten gezeigt werden soll, die verschiedenartigsten Verhältnisse sich finden. Auch die Liliaceen haben zahlreiche sukkulente Formen, z. B. Aoë, Haworthia, Gasteria, Bulbine; ferner die Asklepiadeen (Stapelia, Hoya etc.), vereinzelte der Papilionaceen (z. B. das am Kap vorkommende Sarcophyllum), Geraniaceen (Sarcocaulon u. a.; die Oxalideen (Oxalis carnosa) und die Kompositen, bei denen sowohl Blattsukkulenten (z. B. Othonna crassifolia),

*) Ähnliche Verschiedenheiten finden sich ja auch in anderen Familien. Man vergleiche die Hymenophyllen und Todea pellcida, welche nur in feuchter Luft wachsen können, mit den auf dürren, sonnigen Standorten vorkommenden Cheilanthes-Arten. Von der an dürren, unfruchtbaren Orten der Halbinsel Yucatan wachsenden Cheilanthes microphylla Sw. wird geradezu angegeben. dass sie „wasserscheu“ sei.

als Stammsukkulenten mit verkümmerten Blättern (Senecio Scotti Balf. fil. auf der Insel Socotra) als solche vorkommen, bei denen sowohl Stamm wie Blätter fleischig sind. Dies trifft zu bei den Kleinia-Arten, deren fleischiger Stamm ein umfangreiches, als Wasserspeicher dienendes Mark besitzt. Pflanzen von Kleinia articulata, welche (jedenfalls in der trocknen Zeit) ihre Blätter abgeworfen haben, gleichen mit ihren, von Wachs bereiften, fleischigen, grünen Stämmen sehr wenig der Vorstellung, welche man sich sonst von Kompositen zu machen pflegt (vgl. Fig. 24).

In manchen Gegenden mit dürrem Klima bilden die Sukkulenten einen bedeutenden Bruchteil der Vegetation. So führt Bolus*) von Graaf-Reinet (Südafrika) an, dass 31 Proz. aller Blütenpflanzen mehr oder weniger sukkulent waren, und vermutet (gewiss mit Recht), dass in der mittleren oder westlichen Karroo diese Verhältniszahl noch viel grösser sein möge. Bezeichnend ist auch, dass die Hitze und Trockenheit des Karrooklimas die Einwanderung europäischer Pflanzen fast ganz gehindert hat. „Die Zahl dieser Fremdlinge ist in der That gering und hauptsächlich beschränkt auf Unkräuter der Wegeränder oder der Bodenbestellung, welche hier gleichbedeutend mit Bewässerung ist. Dagegen ist, bezeichnend genug, eine Opuntia (welche natürlich, wie alle Kakteen, aus Amerika stammt) seit etwa 50 Jahren verwildert und zu einer der ärgsten Belästigungen geworden. An einigen Stellen wächst sie gesellig und tötet die ursprüngliche Vegetation; ihr Leben ist so zähe, dass ein auf den heissen und trocknen Boden geworfenes Stück ihres Stammes Wurzel fasst und lustig weiter wächst. Rinder und Ziegen, welche aus Durst an der Opuntia weiden, zerreissen sich das Maul und magern infolgedessen ab.“ Für diese Beziehungen werden unten noch Beispiele anzuführen sein, hier genüge der Hinweis darauf, wie weitverbreitet und auf wie verschiedene Familien verteilt die Sukkulenten sind; in anderem Zusammenhange, bei Besprechung der Epiphyten, werden wir weitere Fälle von Sukkulenz anzuführen haben.

Das von den Sukkulenten gespeicherte Wasser wird von denselben auch energisch festgehalten; es ist ja bekannt, wie schwer dieselben zu trocknen sind, und dass selbst Herbarexemplare nach Monaten oft wieder aufleben. De Candolle (mém. sur le Cactées

*) Harry Bolus, Sketch of the Flora of South Afrika (im Official Handbook der Kapkolonie von 1886, deutsche Übersetzung von Dr. O. Kersten. Leipzig 1888, pag. 28.)

pag. 104) führt z. B. an, dass ein in Teneriffa gesammeltes Sempervivum caespitosum 18 Monate lang als „trocken" im Herbar lag und dennoch eingepflanzt wieder auflebte; ferner die Thatsache, dass man Opuntien zur Fruchtbarmachung der Ätnalaven benützt, indem in die Spalten ein Opuntiaglied gepflanzt wird, das bald sich bewurzelt und das Substrat für anderweitige Vegetation allmählich vorbereitet. Dieses Festhalten des Wassers ist offenbar nicht nur den beiden Umständen zuzuschreiben, dass einerseits bei vielen Sukkulenten die Oberflächenentwickelung eine relativ geringe, andererseits Einrichtungen getroffen sind, welche die Transpiration herabsetzen (geringe Zahl der Spaltöffnungen, Lage derselben, Bau des Hautgewebes), sondern es spielt offenbar dabei auch die Beschaffenheit der „Säfte" eine Rolle. Schleimbildung ist im Gewebe vieler Sukkulenten (Kakteen, Mesembryanthemeen) sehr verbreitet, und der Schleim gibt jedenfalls das von ihm aufgenommene Wasser nur langsam wieder ab; dazu ist noch die chemische Beschaffenheit des Zellsaftes zu berücksichtigen. Merkwürdig ist, welch hohe Temperaturen Sukkulenten durch direkte Besonnung, ohne Schaden zu leiden, annehmen können. Über Sempervivum hat Askenasy*) einige Zahlen mitgeteilt. Die Temperatur im Innern von Sempervivum alpinum betrug z. B. 49,3° C., während das Thermometer im Schatten 31° C. zeigte, die Temperatur einer dicht bei dem Sempervivum stehenden Aubrietia deltoïdes (an der Oberfläche) 35°. Bei einem andern Sempervivum stieg die Temperatur sogar auf 51,2° C., und Kerber**) gibt an, in Kakteen des mexikanischen Hochlandes, die, auf nacktem Fels wachsend, dem Boden während der trocknen Jahreszeit keinerlei Feuchtigkeit entziehen können, infolge der Besonnung bis zu 50—60° C. steigende Temperaturen gemessen zu haben. Die angeführten Sukkulenten sind also gegen hohe Temperaturgrade weit weniger empfindlich, als die Mehrzahl der anderen Pflanzen. Sachs***) bemerkt: „Die Versuche mit Land- und Wasserpflanzen aus den verschiedensten Abteilungen des Gewächsreiches zeigen, dass ein 10—30 Minuten langes Verweilen in Luft von 51° C. oder wenig mehr die Blätter und krautigen Internodien tötet, dass dagegen im Wasser eingetauchte Pflanzen der-

*) Askenasy, Über die Temperatur, welche Pflanzen im Sonnenlicht annehmen. Botan. Zeit. 1875, pag. 441.

**) Verhandlungen des botan. Vereins der Provinz Brandenburg 1883, pag. 40. Citat nach Johow a. a. O.

***) Handbuch der Experimentalphysiologie der Pflanzen pag. 68.

selben Art schon bei 45—46 ° C. binnen 10 Minuten desorganisiert sind. Es ist ausserdem wahrscheinlich, dass in beiden Fällen Temperaturen, welche um 5—10 ° C. tiefer liegen, schon töten, wenn ihnen die Pflanzen hinreichend lange unterworfen sind.“

Bei vielen Sukkulenten liegt dem oben Erwähnten zufolge die Tötungstemperatur offenbar höher. Dass die Sukkulenten in der Sonne eine so hohe Temperatur annehmen, ist wohl bedingt durch ihre im Verhältnis zum Volumen geringe Oberfläche (bei Sempervivum schliessen die Blätter zu einer dichten Rosette zusammen), welche eine Temperaturausgleichung mit der Umgebung ungemein verzögern muss, und auch durch die im Verhältnis zu anderen Pflanzen ebenfalls geringe Transpiration, welche einen entsprechend geringern Wärmeverlust bedingt, als er bei lebhaft transpirierenden Pflanzen eintritt.

Bezüglich ihrer Widerstandsfähigkeit gegen Kälte verhalten sich die einzelnen Sukkulenten je nach ihrem Wohnplatze sehr verschieden. Die alpinen Semperviven ertragen offenbar recht niedere Temperaturen, und von Opuntia missourensis DC. wird neuerdings angegeben*), dass von ihr eine hochnordische Form im Northwest Territory Canadas sich finde, wo die Temperatur jeden Winter auf zirka 50 ° C. Kälte sinke.

Der Wasserreichtum der Sukkulenten muss sie namentlich in der wasserarmen Zeit dem Angriff von Tieren in um so höherm Grade aussetzen, als andere Pflanzen dann vielfach verschwunden oder blattlos sind. Es zeigen nun viele Sukkulenten Eigentümlichkeiten, welche sie vor dem Angriff der Tiere mehr oder weniger schützen. Hier können nur einige der auffälligeren kurz berührt werden, zumal eine genauere Einsicht ein Studium in dem Heimatland der betreffenden Formen, die Kenntnis der Tiere, deren Angriffen sie etwa vorzugsweise ausgesetzt sind, u. dergl. erfordern würde.

1. Mechanische Schutzmittel.

Hierher gehören vor allem die Dornen, mit welchen die Kakteen versehen sind, sie bedecken den Körper derselben zuweilen so dicht, dass eine freie Körperoberfläche kaum deutlich hervortritt. So z. B. bei Mamillaria Echinus, die in der That einem dicht bestachelten Seeigel gleicht. Einen ganz besonders abschreckenden Eindruck scheinen auch manche Peireskien im blattlosen Zustande zu machen.

*) Dr. Dieck im Hauptkatalog der Baumschulen des Rittergutes Zöschen 1888, pag. 7.

Wenigstens berichtet Karwinski, dass die Mexikaner eine durch ihre horizontalen, stark bedornten Äste auffallende Peireskia als „Ehe-

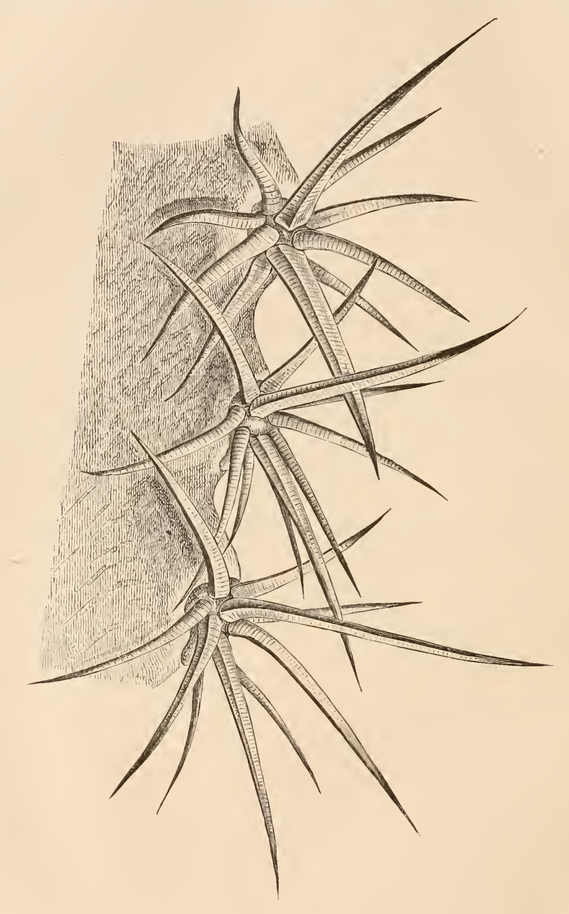


Fig. 12. Stück einer Rippe von Echinocactus polycephalus, nach Engelmann.

standskreuz“ („la cruz del matrimonio“) bezeichnen. Die Dornen der Kakteen sind, wie unten näher auszuführen sein wird, als umgewandelte

Blätter zu betrachten. Sie stehen büschelweise zusammen auf einem Gewebepolster, dessen fester Zusammenhang (auch mit dem übrigen Gewebe) ein Herausreissen der Dornen verhindert, nur manche Opuntien besitzen Stacheln, die ausserordentlich leicht bei Berührung sich ablösen, und da sie mit einer scharfen Spitze und abwärts gerichteten Vorsprüngen versehen sind, sich nicht leicht wieder aus der Haut entfernen lassen. Die Opuntien sind deshalb die gefürchtetsten Kakteen, obwohl ihre Dornen gar nicht sehr lang werden. Grösse, Form und Konsistenz der Kakteendornen ist im übrigen je nach den Arten sehr verschieden, bei einigen verschwinden sie an der erwachsenen Pflanze ganz vollständig, oder sind rudimentär. Meine Untersuchungen haben aber ergeben, dass derartige Formen von solchen, welche Dornen besassen, abzuleiten sind. Die längsten Dornen haben wohl einige Säulen-Cereen, bei denen sie eine Länge von einem Fuss erreichen sollen.*) Solche Dornen wachsen an ihrem untern Ende oft lange fort, eine Wachstumserscheinung, welche auch einigen anderen Blattorganen, am auffallendsten der bekannten Welwitschia mirabilis zukommt. Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass ohne diesen Dornenschutz Kakteen von grösseren Tieren gern gefressen würden. Martius**) sagt z. B. von den trockenen Gegenden Brasiliens: „In diesen Gegenden ist es auch, wo die Kaktusgewächse einen wesentlichen Bestandteil der Nahrung des dort häufigen Rindviehes ausmachen. Sehr oft ist das Vieh auf die saftigen Stengel der Fackeldisteln angewiesen, und nicht selten geschieht es, dass, wenn es von Durst gequält, über die stacheligen Äste herfällt, um sie auszusaugen, sich die Schnauze so sehr verwundet, dass der Brand eintritt. Es ist daher ein Akt der Frömmigkeit, welchen der reisende Bewohner dieser einsamen Distrikte niemals unterlässt, den am Wege stehenden Kaktusbäumen mit seinem langen Waldmesser die jüngeren Triebe abzuhauen, um dadurch den Tieren die vegetabilische Quelle zu eröffnen. Die Pferde suchen sich oft jene erquickenden Äste zugänglich zu machen, indem sie ihnen die Stacheln mittelst der Hufe abschlagen. Diese Waffen sind bei manchen Arten fast spannenlang, und machen die grösste Vorsicht nötig, wenn man zu Pferde die engverschlungenen Wege verfolgt.“ — Auch Gardner (a. a. O. pag. 148)

---

*) In Peru sollen Kakteen-Dornen angeblich teilweise zu Stricknadeln verwendet werden.

**) Martius, Beschreibung einiger neuer Nopaleen, Nova acta Leop. Carol. 1832, pag. 351.

gibt an, dass die fleischigen Stämme grosser Kakteen in Zeiten der Not Menschen und Tieren zur Nahrung dienen. Auf die Gestaltverhältnisse der Dornen*) kann hier im einzelnen nicht näher eingegangen werden, erwähnt seien nur die sonderbaren, einem dünnen, vertrockneten Blatte ähnlichen Bildungen, welche sich bei Echinocactus phyllacanthus und Opuntia diademata finden; die etwaige Funktion derselben ist ganz unbekannt, als „Waffen" können sie jedenfalls nicht dienen. Ebensowenig ist dies der Fall bei denjenigen Kakteen, bei welchen die Dornen an Zahl und Grösse verringert sind. Sie sinken bei manchen zu mit blossem Auge kaum wahrnehmbaren Borsten, welche von den 1—3 erst entstehenden (selten sind es mehr) Dornen gebildet werden, die mit den Haargebilden, welche vielfach in ihrer Nähe auftreten, nicht verwechselt werden dürfen. Es kommen bezüglich der Rückbildung der Dornen innerhalb der einzelnen Gattungen Verschiedenheiten vor. Drei Gattungen sind mir bekannt, von denen einzelne Arten (im erwachsenen Zustande) vollständig die Dornen verkümmern lassen: Phyllocactus (eine Gattung, welche, wie unten gezeigt werden soll, nur als Untergattung von Cereus zu betrachten ist), Rhipsalis und Anhalonium. Phyllocactus phyllanthoïdes, eine, auch in andrer Beziehung den Übergang zu Cereus bildende Form, besitzt noch Dornen, die aber so klein sind, dass sie gewöhnlich aus den sie umgebenden Haaren nicht hervorragen, bei Phyll. latifrons sind dieselben ganz verschwunden. Ebenso besitzt unter den Rhipsalideen Rhipsalis sarmentosa u. a. borstenförmige, rudimentäre, aber gut sichtbare Dornen, bei Rh. Cassytha sind dieselben spurlos verschwunden. Nun sind die Rhipsalideen und Phyllokakten meist Epiphyten, sie kommen also auf Bäumen vor, wo sie einen verhältnismässig geschützten Standort haben. Zudem zählen sie im Gegensatz zu den an trockenen Standorten wachsenden Kakteen zu den raschwüchsigen Pflanzen, und wachsen gesellig mit anderen Pflanzen zusammen. Wenn nun auch daraus hervorgeht, dass sie den Dornenschutz entbehren können, so ist das für das Fehlen desselben natürlich keine Erklärung, umsoweniger, als z. B. Phyllocactus latifrons eine nicht epiphytische Form ist. Viel

*) Peireskia aculeata benutzt seine Dornen zum Klettern, dieselben sind hakenförmig nach abwärts gebogen, und dienen so ebenso wie die Brombeerstacheln dazu, die dünnen Sprosse an andere Pflanzen festzuhaken. Dies kann man zwar an den meist jämmerlichen Topfexemplaren nicht wohl sehen, wohl aber an kräftig entwickelten ausgepflanzten Individuen.



Fig. 13. Cereus (Phyllocactus) phyllanthoïdes, blühendes Sprossstück, nat. Grösse. M. G.

eher möchte ich annehmen, dass eine Correlationserscheinung vorliegt, indem der Mangel der Dornbildung zu dem energischen Wachstum in Beziehung steht, die Stoffe also, die sonst zur Dornenbildung verwendet werden, hier zum Wachstum der Sprossachsen mit verbraucht werden. Dafür spricht unter anderm auch die Thatsache, dass bei den Cereus-Arten mit langen, kriechenden resp. kletternden Sprossen die Dornenbildung ebenfalls eine unbeträchtliche ist. Muss das nun auch zunächst dahingestellt bleiben, so lässt sich doch soviel nachweisen, dass die dornenlosen Phyllocactus- und Rhipsalis-Arten von bedornten Formen abstammen. Dies zeigt nicht nur der Vergleich mit verwandten Formen, sondern der unten zu führende Nachweis, dass die Keimpflanzen aller dieser Arten (rudimentäre) Dornen haben, und ebenso die merkwürdigen Rückschlagssprosse. Anhalonium fissuratum (vgl. Fig. 14) und Williamsi sind ebenfalls dornenlose, aber nicht epiphytische Formen, deren Bezie-

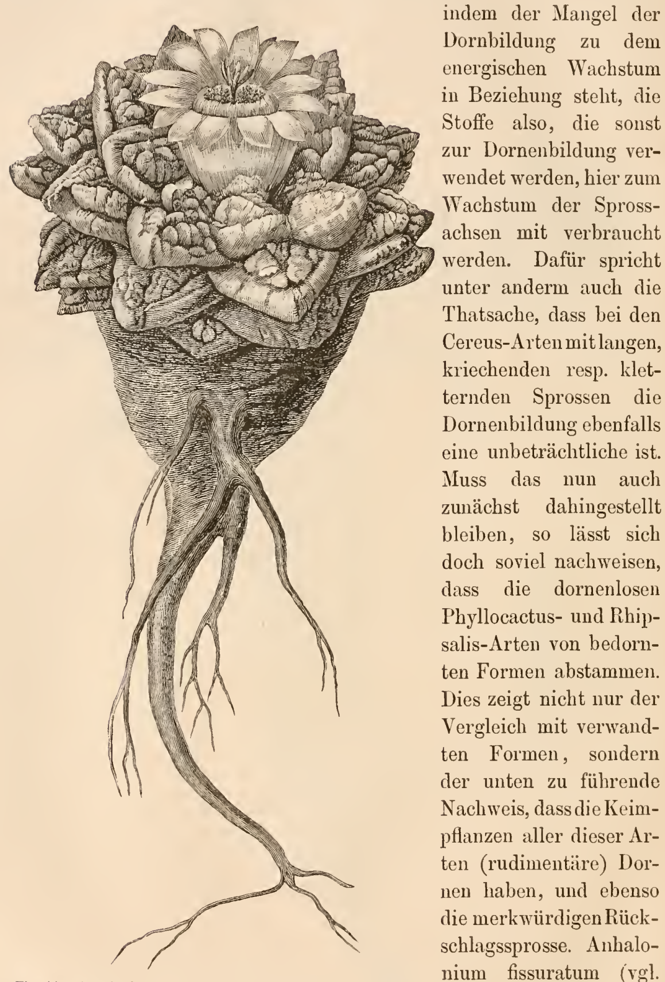


Fig. 14. Anhalonium fissuratum, nat. Grösse, nach Engelmann.

hung zu dornentragenden unten nachgewiesen werden soll. Anhalonium fissuratum ist übrigens wohl hinreichend geschützt durch einen sehr harten Überzug, welchen man nach seiner Konsistenz für eine Kalkkruste halten könnte. In Wirklichkeit ist es aber ein bedeutend entwickelter Wachsüberzug, der indes so hart ist, dass das schneidende Messer sofort grosse Scharten erhält. Unter diesem Wachsüberzug lässt sich die Cuticula der Epidermiszellen nachweisen. Er liegt übrigens der

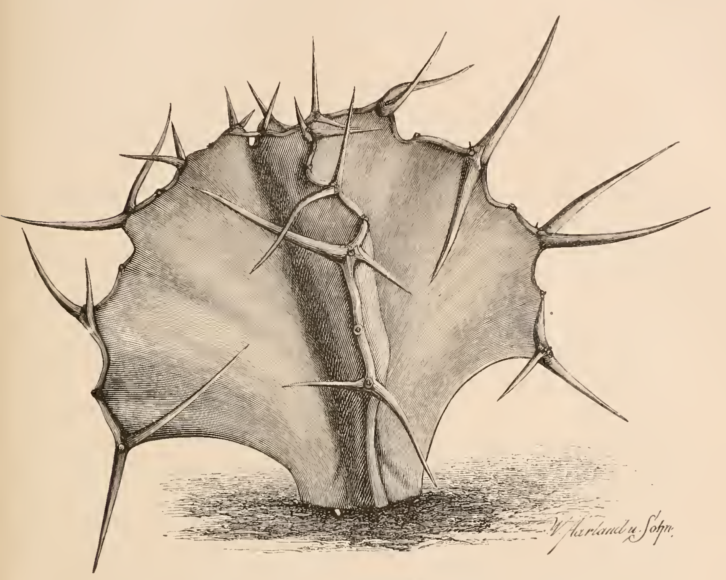


Fig. 15. Euphorbia grandidens. Stecklingspflanze, nat. Grösse. M. G.

Epidermis offenbar nicht dicht an, denn wenn man die graulichweisse Oberfläche der Pflanze benetzt, so erhält sie eine grüne Färbung, was doch wohl nur auf der Verdrängung von Luft zwischen Wachsüberzug und Epidermis beruhen kann. Übrigens finden sich auch im Wachsüberzug selbst der Oberfläche parallele Spalten und auf demselben lässt sich eine, den Grenzen der untenliegenden Epidermiszellen entsprechende Zeichnung nachweisen, welche besonders charakteristisch an den auf die Spaltöffnungen zuführenden Vertiefungen des Wachsüberzuges ausgebildet ist. Besonders fällt auf das Vorhandensein einer

Anzahl über die Oberfläche der Vertiefung vorspringender Ringe, welche den ringförmig um die Spaltöffnung angeordneten Nebenzellen entsprechen. Anhalonium Williamsi besitzt einen derartigen Panzer nicht. Dornen besitzen auch einige fleischige Euphorbien, bei den meisten sind die Dornen umgewandelte Nebenblätter, und sie erreichen z. B. bei Euphorbia grandicornis (Fig. 15) recht stattliche Grösse, welche bei meinem Exemplare 3 Centimeter überstieg. Ausserdem finden sich rechts und links von dem kleinen rudimentären Blatt noch je ein kleiner Stachel.

In andrer Art sind Euph. mamillaris (Taf. I Fig. 2), Euph. polygona und andere bewehrt. Sie tragen Dornen, welche in der Achsel von Blättern stehen und als umgebildete, verkümmerte Blütenstände resp. Blütenstiele zu betrachten sind, wie schon die Thatsache zeigt, dass man an der Spitze dieser Dornen gelegentlich eine Blüte antrifft, auch verkümmerte Blattanlagen sind an denselben sichtbar.

Eine Art Übergang von den unbewehrten zu den mit solchen Dornen versehenen Euphorbien bilden diejenigen Arten, bei welchen die Blütenstandsachsen nach dem Verblühen erhärten, stehen bleiben und so eine Art Dornen bilden. Geht dieser Vorgang früher vor sich und wird dadurch die Blütenbildung unterdrückt, so erhalten wir das Verhalten von Euph. mamillaris u. a. Als Beispiel für das eben angeführte Verhalten sei hier Euph. hystrix, der „wratjes doorn“ des Kaps, genannt.*) Bei manchen Stapelien, z. B. Scytanthus, sind es — ich hatte derartige Formen nicht zur Verfügung — offenbar die Blätter, welche zu kleinen Dornen ausgebildet sind.**) Es kommt aber hier, wie bei den Euphorbien, in weit höherem Grade offenbar der „chemische“ Schutz in betracht. Erwähnen wir hier noch von mechanischen Schutzmitteln die Dornen von Sarcocaulon, welche aus umgewandelten Blättern bestehen, deren Spreite verkümmert ist, während der Stiel verdornt, und das Verhalten einiger Blattsukkulenten. Bei diesen treffen wir Dornen und Stacheln relativ sehr selten an. Genannt seien die stechenden Spitzen der Agaveblätter und die Dornenbildung bei einigen Mesembryanthemum-Arten. Bei Mes. mucroniferum sind es die Blütenstiele, welche nach dem Verblühen hart werden und die Rolle von Dornen spielen, was auch bei Mes. tuberosum nicht selten vorkommt. Dagegen gehen bei Mes. spinosum, welches in der Karroo weite Strecken bedeckt, die Zweigspitzen in

*) Vgl. De Candolle, Prodromus XIV^b. pag. 90.

**) Dasselbe gilt für die kleinen, namentlich an den Keimpflanzen hervortretenden Dornen der Kaktee Astrophytum myriostigma.

Dornen aus, und unterhalb der Dornen entstehen als Achselsprosse die Blüten im nächsten Jahre. Dies Verhältnis ist, ähnlich wie bei den oben geschilderten Euphorbien, wahrscheinlich aus dem bei Mes. mucroniferum geschilderten hervorgegangen. Die Angabe von Haworth, dass bei Mes. spinuliferum (einer mir unzugänglichen Art) die Rippen der ausgetrockneten Blätter stehen bleiben und zuletzt zu kleinen, stechenden Dornen verwandelt werden, wird von Salm-Dyck als unrichtig bezeichnet.

Die oben angeführten mechanischen Schutzmittel kommen hauptsächlich grösseren Tieren gegenüber in betracht; inwieweit sich Verhältnisse finden, welche Sukkulenten vor dem Gefressenwerden seitens kleinerer Tiere schützen, kann nur im Vaterlande der Pflanzen und durch Untersuchung der betreffenden Fauna entschieden werden.

2. Chemische Schutzmittel.

Eine Anzahl von Sukkulenten ist jedenfalls durch die Beschaffenheit ihrer Säfte geschützt. Es braucht nur an die „bittere Aloë“ erinnert zu werden und die bekannten Wirkungen des in ihren Blättern enthaltenen Saftes. Auch Sedum acre*) besitzt einen, durch ein Alkaloïd bedingten brennend bitteren Geschmack, und wie Kerner erwähnt, sollen in den Alpen Crassulaceen und Saxifrageen vom Vieh nicht gefressen werden, ob auch nicht von den pflanzenfressenden Tieren, welche in den Alpen zu Hause sind, bleibe dahingestellt. Crassulaceen enthalten viel Gerbstoff, Mesembryanthemeen Gerbstoff und Raphiden, was aber das Gefressenwerden derselben durch grössere Tiere nicht verhindert, wie aus Südafrika angegeben wird. Bekannt ist ferner, dass am Tage bei den Sukkulenten reichliche Bildung organischer Säuren stattfindet, und manche dieser Pflanzen scheinen auch direkt giftig wirkende Stoffe zu enthalten. Für „Anhalonium Lewinii“ gibt Lewin**) neuerdings das Vorhandensein von Substanzen an, welche auf Kalt- und Warmblüter ausserordentlich giftig wirken. Derselbe Autor führt nach älteren Schriften an, dass der Saft von Cereus grandiflorus, sowohl äusserlich als innerlich an-

---

*) Vgl. Stahl, Pflanzen und Schnecken, pag. 109, woselbst auch die Litteratur angeführt ist. Mit den allgemeineren in Stahls Abhandlung dargelegten Anschauungen, z. B. über Züchtung der Schutzmittel kann ich nicht übereinstimmen.

**) Archiv für experimentelle Pathologie, 24. Bd., 6. Heft. Er untersuchte eine aus Mexiko stammende Droge „muscale buttons“, welche nach Hennings von einem dem Anhal. Williamsi nahestehenden neuen Anhal. Lewinii abstammt.

gewandt, unangenehme Eigenschaften besitze. Dies mag auch bei anderen verwandten Kakteen der Fall sein. In dem ebenfalls stachellosen Anhalonium Williamsi konnten bei hier ausgeführter Untersuchung (welche ich der Gefälligkeit meines Kollegen Prof. H. Meyer verdanke) keine giftigen Substanzen gefunden werden. Astrophytum myriostigma, Phyllocactus, Epiphyllum u. a. wären in dieser Hinsicht ebenfalls noch zu prüfen.

Von manchen Euphorbien und Stapelien ist bekannt, dass ihr Milchsaft sie vor dem Gefressenwerden schützt, was man auf Weiden leicht an unseren einheimischen Euphorbien beobachten kann. Die einzelnen Arten der sukkulenten Euphorbien scheinen sich aber nicht gleich zu verhalten. Hildebrandt*) schildert die afrikanischen Euphorbien als äusserst lästig. „Als baum- oder strauchartige Gewächse, oft mit handbreit geflügelten Ästen, nehmen sie weite Strecken ein. Durch sie hindurch muss der Pfad gebahnt werden; sie lassen sich zwar leicht umhauen, aber sofort quillt der äusserst giftige Milchsaft in grosser Menge hervor, der gefährliche Augenentzündungen und Schmerzen auf der Haut verursacht.“ Ebenso erwähnt Fritsch, dass der giftige Milchsaft der Euph. grandidens beim Vieh schlechte Wunden erzeuge, wenn es sich, seiner Gewohnheit gemäss, an dem Stamm des Baumes reibe, während in Zeiten der Not Euph. caput Medusae in manchen Gegenden der Karrooregion als Viehfutter gesammelt wird**) (vielleicht wird die Pflanze vor der Verfütterung noch einer besondern Behandlung unterworfen?). — Mit Rücksicht darauf, dass neuerdings „extraflorale“ Nektarien vielfach — freilich meist ohne experimentellen Beweis — als Schutzmittel der Pflanzen betrachtet worden sind, insofern sie, wie angenommen wird, Tiere, die andere schädliche Tiere abhalten, anlocken, will ich hier noch anführen, dass auch manche Kakteen solche extraflorale Nektarien besitzen. Ich kenne dieselben von manchen Mamillaria-Arten, z. B. M. macrothele, M. sulcimamma u. a., wo sie in der Achsel der Mamillen sitzen, und von einigen Rhipsalis-Arten, z. B. Rhips. pachyptera, Rhips. Cassytha. Während man die Nektarien der genannten Mamillaria-

---

*) Zweite Reise des Afrikareisenden J. M. Hildebrandt nach Ostafrika (Monatsschr. des Vereins zur Beförd. des Gartenbaues in den königl. preuss. Staaten, Juli 1878).

**) Bolus, a. a. O. pag. 27. Die Milch von Euph. balsamifera ist nach Leop. v. Buch süss und unschädlich, die Bewohner der Kanaren verdicken sie zu einer Gallerte, und geniessen sie gelegentlich als Paste.

Arten leicht mit blossem Auge unterscheiden kann, ist dies bei Rhipsalis nicht der Fall, hier zeigt sich das Vorhandensein derselben nur durch Ausscheidung eines süssschmeckenden Tropfens, den man an jugendlichen Sprossen dicht oberhalb der Blattrudimente auftreten sieht.

Nach Erörterung einiger allgemeinerer Beziehungen der Sukkulenten sollen im folgenden Blatt- und Stammsukkulenten gesondert betrachtet werden, wobei wiederholt werden mag, dass eine scharfe Trennung zwischen beiden unmöglich ist, und dass manche derselben ausserdem noch fleischige, ebenfalls als Wasserspeicher dienende Wurzeln besitzen. So z. B. Mesembr. bulbosum, Crassula (Leptas) capensis u. a.; weitere Beispiele dafür werden bei den Stammsukkulenten anzuführen sein.

I. Blattsukkulenten.

Die gewöhnliche Form der Laubblätter ist die einer dünnen Lamelle. Dieser Gestalt kommen die Blätter mancher Sukkulenten noch nahe, z. B. die vieler Crassulaceen, ebenso einige Mesembryanthemum-Arten, z. B. M. pomeridianum, während andere sehr davon abweichen. Es handelt sich bei einem sukkulenten Blatte um zwei resp. drei Anforderungen: Assimilation, Wasserspeicherung und unter Umständen Verringerung der transpirierenden Oberfläche. Diese Anforderungen sind bei den verschiedenen Formen in verschiedener Weise kombiniert, für die Assimilation ist natürlich eine möglichst grosse Flächenentwickelung des assimilierenden Parenchyms am vorteilhaftesten, für die Wasserspeicherung und die Verringerung der Transpiration dagegen würde die Kugelform — wo bei gegebenem Volumen die geringste Oberfläche vorhanden ist — am zweckmässigsten sein. Einige Beispiele mögen hier angeführt sein. — In Form und Bau gewöhnlichen Laubblättern sehr nahe stehend sind z. B. die Blätter von Oxalis carnosa, von der Fig. 16 einen Teil eines Blattquerschnittes darstellt. Hier stellt die Epidermis der Blattoberseite hauptsächlich das Wassergewebe dar, ihre Zellen haben im Verhältnis zu denen des übrigen Blattgewebes riesige Grösse und nehmen mehr als die Hälfte der Blattdicke ein. Auch die Zellen

der Epidermis der Blattunterseite sind teilweise zu grossen, mit wässerigem Safte gefüllten Blasen angeschwollen. Wenn das Blatt Wasser verliert, schrumpfen diese Blasen ein und die Epidermis der Blattoberseite sinkt zusammen, um sich bei Wasseraufnahme wieder auszudehnen; analoge Fälle liessen sich noch von einer Anzahl anderer Pflanzen anführen. Von dem Wasser, welches das Wassergewebe hier verloren hat, geht wohl der grösste Teil als Wasserdampf in die Atmosphäre, ein andrer wird an das chlorophyllhaltige Gewebe abgegeben, wofür ein experimenteller Beweis allerdings nicht vorliegt.

Auch bei dem früher erwähnten Grase Spinifex squarrosus liegt das Wassergewebe auf der Oberseite des Blattes, in zahlreichen anderen Fällen ist es vom chlorophyllführenden Gewebe umschlossen.

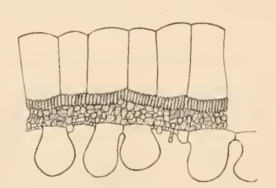


Fig. 16. Oxalis carnosa. Blattquerschnitt (stark vergrössert).

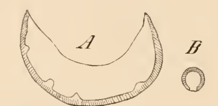


Fig. 17. *A* Querschnitt durch ein Blatt von Spinifex squarrosus, ca. 6 mal vergrössert, *B* Querschnitt durch ein Blatt von Senecio spec. (fälschlich macroglossus einiger Gärten), verkl., das chlorophyllführende Gewebe in beiden Fällen schraffiert.

Einen Übergang zu dem letzterwähnten Verhalten bieten die Blätter von Senecio sp. „macroglossus“. Dieselben haben auf ihrer Oberseite einen farblosen, sich in den kurzen Blattstiel fortsetzenden Streifen. Hier tritt das Wassergewebe zutage (Fig. 17 *B*, wo aber der Blattquerschnitt in umgekehrter Lage gezeichnet ist) und dementsprechend finden sich auf diesem Streifen auch keine Spaltöffnungen, welche auf dem übrigen Teile des Blattes, oberhalb des Chlorophyllgewebes, vorhanden sind. Es braucht nicht ausgeführt zu werden, dass dies ganz der verschiedenen Funktion der beiden Gewebe entspricht. (Beiläufig bemerkt, bietet das Wassergewebe dieser Pflanze ein sehr bequemes Material zur Demonstration der Leukoplasten und des Überganges derselben in die Chloroplasten des Assimilationsparenchyms.) Wohl ausgebildetes Wassergewebe unterscheidet sich vom übrigen Blattgewebe zunächst durch Mangel der grünen Färbung und wässerigen Inhalt. Übergänge zwischen ihm und dem gewöhnlichen Blattgewebe

sind aber nicht selten, und bei den untersuchten Crassulaceenblättern fand sich ein besonderes Wassergewebe überhaupt nicht, wenn auch das innere Blattgewebe chlorophyllärmer ist als das äussere. Sehr im Gegensatz dazu stehen Blätter wie die von Bulbine praemorsa und frutescens. Durchschneidet man ein Blatt der ersteren, so sieht man an dem etwa $1^1/_2$ Centimeter breiten, 0,6 Centimeter dicken Blatte die chlorophyllführende Schicht aussen als einen schmalen grünen Streifen von etwa $^1/_5$ Millimeter Breite das Blatt umgeben, der ganze übrige Teil des Blattes wird von einem grosszelligen, schleimreichen Wassergewebe eingenommen. Ähnlich verhalten sich die unten zu erwähnenden Mesembryanthemum-Arten, wo das chlorophyllführende Gewebe aber weniger scharf abgetrennt ist, Haworthia und andere. Das Blatt von Haworthia (Aloë) retusa ist insofern von Interesse, als hier an einem und demselben Blatte die Verteilung von chlorophyllführendem und von Wassergewebe eine verschiedene ist. Haworthia retusa (und ebenso H. parva) besitzen dickfleischige Blätter, welche gedrängt stehen, so dass von jedem Blatte nur ein kleiner, oberer, mit dem untern Teile des Blattes fast einen rechten Winkel machender Teil der Blattoberfläche direkt vom Lichte getroffen wird. Ein Querschnitt durch denselben (Fig. 18 *B*) zeigt den ganzen obern Teil des Blattgewebes von chlorophylllosem Wassergewebe eingenommen, das chlorophyllhaltige Gewebe (welches in der Figur schraffiert ist) liegt auf der Unterseite, in dem durchsichtigen Wassergewebe sieht man schon mit blossem Auge die Gefässbündel verlaufen. Dagegen zeigt ein Querschnitt durch den untern Teil des Blattes, welches anderen Blättern anliegt, das chlorophyllführende Gewebe ringsum verlaufen, wenn es auch nicht gerade intensiv grün gefärbt ist. Hier zeigt denn auch die Epidermis der Blattoberseite Spaltöffnungen, während diese auf dem freiliegenden Teile der Blattoberseite fehlen! Es liegt sehr nahe, dieses Fehlen des Assimilationsparenchyms in Beziehung zu setzen zu der verschiedenen Lichtintensität, welcher die verschiedenen Teile des Blattes ausgesetzt sind, wissen wir doch, dass der Chlorophyllapparat für intensives Licht empfindlich ist, und sehen ihn bei Haworthia nur an solchen Stellen des Blattes auftreten, welche von intensivem Sonnenlichte nicht getroffen werden können. Ich möchte dies hier anführen, weil auch die Blattform vieler Mesembryanthemeen-Arten damit in Beziehung gebracht werden kann. Neben flachen (aber sukkulenten) Blättern, wie sie z. B. Mes. pomeridianum, crystallinum und einigen anderen

zukommen, finden sich namentlich auch solche, welche keilförmig gestaltet sind, indem die Blattunterseite stark entwickelt ist. Eine Andeutung dieses Verhältnisses zeigen schon die Blätter von M. perfoliatum (vgl. den Querschnitt, Fig. 22 *A*) viel schärfer ausgeprägt aber ist es bei Arten, wie M. acinaciforme: das Blatt hat hier drei Seiten, an eine schmale Oberseite setzen sich zwei, einander unter spitzem Winkel schneidende untere Flächen an, so dass die Oberflächenentwickelung des Blattes hier vorwiegend auf die (eigentlich die Unterseite bildenden) Seitenflächen fällt. Ein derartiges Blatt nähert sich offenbar einem solchen, dessen Blattfläche vertikal gestellt ist, solche Blätter treffen wir nun bekanntlich bei einer Anzahl Pflanzen, welche an stark besonnten Standorten wachsen (z. B. bei den „Phyllodien" vieler Akazien, den späteren Blättern der Eucaly-

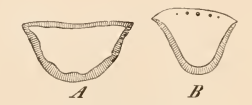


Fig. 18. Haworthia retuta. Blattquerschnitte, *A* vom untern, *B* vom obern Blattteil, das chlorophyllführende Gewebe schraffiert.

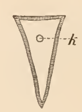


Fig. 19. Mesembryanthemum acinaciforme. Blattquerschnitt, nat. Grösse, Chlorophyllgewebe schraffiert, *k* Gefässbündel.

ptus-Arten, ferner durch Drehung des Blattstiels bei einigen Kompositen, wie Silphium laciniatum und Lactuca scariola). Sie wird bei denselben betrachtet als eine Einrichtung zum Schutze des Chlorophyllapparates vor zu intensiver Beleuchtung. Inwieweit dies auch für Mesembryanthemumblätter, wie die oben geschilderten, zutrifft, muss zunächst dahingestellt bleiben; aber ich wollte auf die äussere Übereinstimmung wenigstens hinweisen.

Die merkwürdigsten unter allen Mesembryanthemeen-Arten sind diejenigen, welche Salm-Dyck als „sphaeroïdea" bezeichnet hat. Die Angehörigen dieser Abteilung fallen auf durch ihre geringe Grösse (M. minutum z. B. soll etwa erbsengross sein) und durch ihre Form, sie bilden nämlich fleischige Körper (corpuscula der Diagnosen*). Genauer untersuchen konnte ich Mes. obconellum, eine Form, welche in Deutschland wenigstens aus den meisten Gärten wieder verschwunden ist, ohne Zweifel, weil die Pflanzen, wenn sie zu viel begossen

*) Z. B. Harvey und Sonder, Flora capensis Vol. II. pag. 392.

werden, leicht faulen. Die Fig. 20 *A* gibt ein Habitusbild der Pflanze, Fig. 20 *B* zeigt zwei der „Corpuscula" ebenfalls in natürlicher Grösse. Dieselben sind fleischige Massen in Form eines umgekehrten Kegels, welcher sich von einem sehr kurzen, annähernd



Fig. 20. Mesembryanthemum obconellum (nat. Grösse) nach Salm-Dyck, *B* zwei Sprosse ohne Hülle, nach der Natur. M. G.

cylindrischen Teile aus erhebt. Auf der Oberseite zeigt das „Corpusculum" zwei wenig hervortretende stumpfe Hervorragungen; die in der Figur dunkel gehaltenen Hervorwölbungen an denselben sind mit Schleim erfüllte Gewebepartieen, welche über die Oberfläche vorspringen. Ausserdem zeigt die Oberfläche in der Mitte eine sehr enge, nicht zum Rande reichende Spalte, und ursprünglich ist dieser ganze fleischige Körper, wie das Habitusbild Fig. 20 zeigt, von einer trockenhäutigen zerrissenen Scheide umgeben.

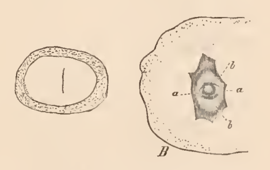


Fig. 21. Mesembryanthemum obconellum. *A* Querschnitt durch den „verwachsenen" Teil des Blattpaares (chlorophyllführendes Gewebe punktiert), *B* Querschnitt, welcher den Vegetationspunkt freilegt, *b* das eben angelegte Blattpaar, *a a* die Stellen, an denen die Vereinigung der Blattanlagen erfolgt.

Quer- und Längsschnitte durch den fleischigen Vegetationskörper zeigen, dass die Spalte in demselben sehr tief hinunterreicht. Sie geht nämlich fast bis zum Grunde desselben, d. h. bis an den oben erwähnten kurzen, cylindrischen Teil. Die Spalte ist so enge, dass die sie begrenzenden Zellen einander berühren. Erst auf dem Grunde erweitert sie sich etwas, und hier liegt der Vegetationspunkt (Fig. 21 *B*). Es ist ohne weiteres klar, dass derselbe am Grunde einer engen tiefen Spalte, umschlossen von einer fleischigen Masse, eine ausserordentlich geschützte Lage hat.

Das ganze Gebilde gehört ohne Zweifel zu den merkwürdigsten Pflanzenformen. Es ist in der Weise aufgebaut, dass ein sehr kurzer. cylindrischer Spross zwei miteinander der ganzen Länge nach „verwachsene“ Blätter trägt. Diese bilden den umgekehrt kegelförmigen, von einer engen Spalte durchsetzten Körper. Und zwar verhält sich die Sache (soweit die Untersuchung an dem mir nur spärlich zu Gebote stehenden Material ein Urteil gestattet) folgendermassen. Die Blätter stehen hier, wie bei vielen anderen Mesembryanthemum-Arten, in gekreuzten Paaren. Gewöhnlich aber kommt nur ein einziges Blattpaar zur Entwickelung, während das mit ihm gekreuzte zwar angelegt wird, aber dann stehen bleibt und verkümmert. Dafür bilden sich zwei Achselsprosse aus, welche heranwachsend das fleischige Gewebe des erwachsenen Blattpaares verdrängen und aufzehren. Es umgibt dasselbe dann die Achselsprosse als Hülle, welche schliesslich gesprengt wird und die oben erwähnte häutige zerrissene Scheide an der Basis des fleischigen Körpers darstellt. Blüht dagegen ein Pflänzchen (was bei meinen Exemplaren bis jetzt nicht der Fall war), so geschieht dies offenbar in der Weise, dass der Vegetationspunkt eines Sprosses zur Blütenbildung verwendet wird und die Blüte sich durch die enge Spalte hindurchdrängt, um abends resp. nachts*) ihre weisse Blumenkrone zu entfalten. (Weiss resp. gelblichweiss blühen auch diejenigen Kakteen, welche wie Cereus grandiflorus, nycticalus, Phyllocactus Phyllanthus u. a. ihre Blüten nachts entfalten, was zu der Farbenpracht der meisten, auf Insektenbestäubung bei Tage angewiesenen anderen Kakteen in auffallendem Kontrast steht.)

Aus den oben geschilderten Wachstumsverhältnissen erklärt sich das gesellige Vorkommen der Exemplare von Mes. obconellum. Die transpirierende Oberfläche ist hier sehr verringert, das ganze Gebilde entspricht biologisch mehr einer Stammsukkulente, als einer beblätterten Form. Denn das grüne, assimilierende Parenchym nimmt hier nur die Aussenseite des fleischigen Körpers ein. Indes steht Mes. obconellum und die ihm verwandten Arten unter den übrigen nicht so vereinzelt, wie es auf den ersten Blick wohl scheinen könnte. Zunächst ist zu betonen, dass wohl bei allen Mesembryanthemum-Arten mit gegenständigen Blättern die Blattpaare unten miteinander verwachsen, d. h. zu einer den Stamm resp. die Stammknospe um-

*) Im Gegensatz zu den meisten anderen Mesembryanthemum-Arten, bekanntlich hat die Gattung ihren Namen daher, dass die Blüten sich in voller Mittagssonne entfalten.

gebenden Röhre vereinigt sind. Fig. 22 zeigt z. B. zwei in verschiedener Höhe geführte Querschnitte durch eine Knospe von Mesembryanthemum perfoliatum. In *A* sind die Blätter des äussern Blattpaares frei, in *B* zeigt sich, dass sie weiter unten miteinander zusammenhängen und das jüngere Blattpaar mit dem (nicht getroffenen) Vegetationspunkt schützend umgeben. Der verwachsene Teil der Blätter ist hier nur kurz und nur bei genauer Untersuchung erkennbar. Viel mehr Ähnlichkeit mit Mes. obconellum haben Formen wie Mes. bifidum, purpurascens, multipunctatum u. a. Mes. bifidum z. B. besitzt scheinbar ein etwa 3 Centimeter langes, nach unten verschmälertes Stämmchen, von dem die etwa gleichlangen Blätter ausgehen. In Wirklichkeit ist das Stämmchen aber hier nur wenige Millimeter lang, der scheinbare Stamm wird von dem untern, verwachsenen Teile

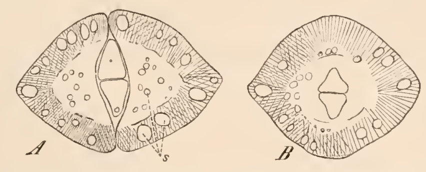


Fig. 22. Mesembryanthemum perfoliatum. Blattquerschnitte, *B* tiefer geführt als *A*. Das chlorophyllführende Gewebe ist schraffiert, die grossen Schleimzellen, *s*, sind weiss gelassen.

eines Blattpaares gebildet, welcher nun die jungen Blätter einschliesst, die hier aber sich, wenn auch nicht in grosser Zahl, entfalten. Wenn dagegen am Grunde des Blatttubus sich Seitensprosse bilden, so müssen sie den letzteren bei ihrer Entfaltung sprengen. Denken wir uns nun die hier noch wohlentwickelten freien Blattteile fast ganz verschwunden, und die Zahl der Blattpaare, welche ein Spross gewöhnlich hervorbringt, auf eines reduziert, so erhalten wir die Verhältnisse, welche bei Mes. obconellum geschildert wurden. Bei Mes. nuciforme, welches sonst mit Mes. obconellum der Hauptsache nach übereinstimmt, sind diese freien Blattteile als halbkugelig vorspringende Höcker noch sichtbar. Diese Thatsachen erwähne ich deshalb, um zu zeigen, dass eine so auffallende Form doch nur durch eine kleine Veränderung von, bei anderen Arten weitverbreiteten Gestaltungsverhältnissen entstanden sein kann. Damit stimmt auch die Entwickelungsgeschichte, welche zeigt (Fig. 21 *B*), dass am Vegetationspunkte die Blätter zunächst als gesonderte, einander gegenüberliegende Wülste (*b*, *b*) angelegt werden. Später aber werden auch die zwischen ihnen liegenden

Teile des Vegetationspunktes, welche in der Figur mit *a* bezeichnet sind, mit zur Blattbildung verwendet und dadurch eine „Verwachsung“ beider Blattanlagen bewirkt. Bei Mes. obconellum und Verwandten wächst nun der freie Teil der Blattanlagen fast gar nicht mehr, während er bei Mes. bifidum u. a. sich noch stattlich entwickelt. Leider scheinen die der Sektion „moniliformia“ angehörigen beiden Arten Mes. moniliforme und Mes. pisiforme ganz verschollen zu sein. Nach den Beschreibungen liegen auch in ihnen sehr interessante Formen vor. Sie haben einen sehr kurzen Stamm, dessen Zweige im Sommer blattlos sind. Die Blätter bilden sich im Herbst und sind von verschiedener Form, die ersten beiden bei der letzgenannten Art zu einem birnförmigen Körper verwachsen, die folgenden zwei „semiteretes“. Es ist nicht möglich, sich darnach ein klares Bild von den Pflanzen zu machen, welche offenbar eigentümliche biologische Einrichtungen haben. Übrigens wird ein Schutz des Vegetationspunktes bei anderen Mesembryanthemum-Arten auch auf andre Weise erzielt, namentlich dadurch, dass die fleischigen Blätter in der Knospenlage einander mit der Oberseite dicht anliegen. Dieser Schutz erhält bei einigen Arten noch eine besondere Verstärkung durch Zähne, welche an den Blatträndern sitzen und, so lange die Blattflächen einander noch anliegen, ineinander greifen wie die Zähne der beiden Blatthälften eines zusammengeklappten Dioneablattes oder die Finger zweier ineinander gefalteter Hände. Es wird so eine Art Verschluss der Spalten erzielt, wie dies bei Mes. tigrinum z. B. deutlich hervortritt (vgl. Taf. III Fig. 4 u. 5). Möglicherweise können die Zähne ja auch noch andere Funktionen haben. Jedenfalls sind sie keine Schutzorgane, wie man nach ihrer Ähnlichkeit mit Tierzähnen (darnach heissen die betreffenden Arten felinum, tigrinum, caninum, mustellinum etc.), welche freilich eine sehr entfernte ist, vermuten könnte, denn sie sind weich und vertrocknen rasch. Bei einigen Mesembryanthemum-Arten ist dann ferner die Grösse der (freien) Blätter verringert, und spielt der Stamm mit die Rolle als Assimilationsorgan und teilweise auch Wasserspeicher, so z. B. bei Mes. uncinatum. Auf andere Fälle, z. B. solche, in denen die Blätter nur kurze Zeit frisch bleiben und dann ihr Wasser etc. zur Entwickelung der neuen Blätter hergeben und infolgedessen verschrumpfen, möchte ich hier nicht näher eingehen; auch nicht auf die Blattformen anderer Sukkulenten, obwohl manche eigentümliche Verhältnisse hier sich finden. Sehr abweichend von der gewöhnlichen Gestalt der

Papilionaceenblätter ist z. B. das des südafrikanischen Sarcophyllum carnosum: es ist ringsum gleichmässig gebaut, und zeigt oberhalb seiner Mitte eine Einschnürung resp. Gliederung. Ringsherum geht das Assimilationsparenchym (hier Palissadengewebe, das bei vielen Sukkulenten nicht, oder doch nicht charakteristisch ausgebildet ist), auch die grosszellige Epidermis speichert wohl Wasser. Diese Blattform kann vielleicht aufgefasst werden als zustande gekommen aus einem zusammengesetzten (z. B. dreizähligen, oder gefiederten) Blatte, von dem nur die Endblättchen (der Teil oberhalb der Gliederung) erhalten geblieben ist, der unterhalb der Gliederung liegende Teil entspräche dann dem Blattstiel. Dazu scheint auch die Entwickelungsgeschichte, soweit ich sie an getrocknetem Material verfolgen konnte, zu stimmen. Ich führe diesen Fall hier nur deshalb an, um zur Untersuchung der Keimungsgeschichte dieser Pflanze aufzufordern, welche wahrscheinlich über die Blattbildung Aufschluss geben wird. Auch eine andre Eigentümlichkeit einer sukkulenten Pflanze bedarf der Aufklärung. Lemaire*) hat von der Crassulaceengattung Cotyledon eine Anzahl Arten als neues Genus unter dem Namen Adromischus abgetrennt. Dieselben sind unter anderem auch dadurch ausgezeichnet, dass das mit dickfleischigen Blättern versehene Stämmchen mit einem Filz rötlicher „Haare“ von 1—2 Centimeter Länge versehen ist. Diese „Haare“ sind nun — wie mir die Untersuchung zweier Adromischus-Arten zeigte — in Wirklichkeit dünne, vertrocknete Wurzeln, zwischen denen frische Adventivwurzeln in Form weisser Fäden entspringen. Nun kommen Luftwurzeln auch bei anderen Sukkulenten vor, z. B. Bulbine frutescens, Sempervivum Webbianum u. a., aber es sind dann wohlentwickelte, in den Boden eindringende Organe. Was dagegen der Wurzelfilz von Adromischus zu bedeuten hat, ist zunächst unklar, vorausgesetzt, dass er eine normale, auch an den heimischen Standorten der Pflanze auftretende Erscheinung ist, liessen sich über seine Funktion zwar eine Anzahl Hypothesen aufstellen, die ich aber, weil sie doch ohne feste Grundlage sein würden, lieber nicht anführe.

Von sonstigen „Anpassungen“ der Sukkulenten an ihren Standort sei hier nur noch die Samenverbreitung der Mesembryanthemum-Arten angeführt.**) Die Fruchtkapseln lösen sich mit den Stielen

---

*) Le jardinier fleuriste II. pag. 58.

**) Vgl. De Candolle's Pflanzenphysiologie, übersetzt von Roeper, II. 246, 247.

ab und werden durch den Wind fortgerollt. Während die meisten Kapselfrüchte durch Austrocknen sich öffnen, bei der Befeuchtung dagegen vielfach ihre Öffnungen wieder schliessen, verhalten sich die Mesembryanthemum-Arten umgekehrt: die Kapseln öffnen sich bei Benetzung und lassen die Samen hervortreten. Es verdient diese Thatsache eine nähere Untersuchung; dass ein Ausstreuen der Samen an einer feuchten Stelle oder bei Regen für die Keimung von Vorteil ist, liegt auf der Hand.



Fig. 23. Mesembryanthemum pustulatum. Keimpflanze.

Die Keimpflanzen (vgl. Fig. 23) zeigen die Sukkulenz der Blätter schon an den Kotyledonen, während — im Gegensatz zu den Kakteen und anderen Stammsukkulenten — das hypokotyle Glied nur wenig fleischig ist.

II. Stammsukkulenten.

Dass zwischen Blattsukkulenten und Stammsukkulenten keine Grenzen zu ziehen sind, wurde oben schon betont. Bei Besprechung der Kakteen wird ausführlicher erläutert werden, wie in dieser Familie alle Übergänge sich finden von reichbeblätterten Formen bis zu solchen, bei denen die Existenz von Blättern — selbst im verkümmerten Zustande — wiederholt in Abrede gestellt worden ist, und nur noch durch eingehende entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen erkannt werden kann.

Es sind namentlich drei Familien, welche hier in betracht kommen: die Euphorbiaceen, Kakteen und Asklepiadeen. Bei den meisten hierhergehörigen Formen ist mit dem Fleischigwerden des Stammes eine Verkümmerung der Blätter verbunden, also eine Verringerung der transpirierenden Oberfläche, und zugleich geht die Assimilationsfunktion der Blätter auf das chlorophyllhaltige Stammgewebe über. Das Wasser ist teils im saftigen Rindengewebe, teils im Marke enthalten (letzteres z. B. sehr auffallend bei Kleinia articulata), und die Wassermengen, welche in dem Vegetationskörper einer solchen Pflanze aufgespeichert sind, sind teilweise recht beträchtliche. Karwinski traf in Mexiko Echinokakteen von solcher Höhe, dass er, sich im Sattel erhebend, die Spitze derselben nicht sehen konnte. Dass dies keine

Übertreibung ist, geht daraus hervor, dass auch nach Europa sehr grosse Echinokaktusexemplare gelangt sind, und ohne Zweifel öfters gelangen würden, wenn es möglich wäre, dieselben am Leben zu erhalten. Im Jahre 1846 importierte Staines von San Luis da Potosi nach Kew eine Echinokaktusart, welche 9 Fuss hoch war, und einen Umfang von $9\frac{1}{2}$ Fuss hatte. Das Gewicht dieser Pflanzenmasse betrug, wie ich einer Mitteilung Lemaire's*) entnehme, ca. 2000 Pfund.



Fig. 24. Kleinia articulata. Links Spitze eines wachsenden Sprosses, rechts eine solche im blattlosen Ruhezustand.

Davon waren wohl 80—90 Proz. Wasser, es war also in dieser Pflanze eine Wassermenge von etwa 800 Litern angehäuft.

Käme es nun nur auf Wasseranhäufung und Oberflächenverringerung an, so wäre die Kugelform die für den Sukkulentenstamm die vorteilhafteste. Wir finden dieselbe auch annähernd (natürlich keineswegs im stereometrischen Sinne) verwirklicht bei einigen Euphorbien und Kakteen. Ausserdem aber kommt, wie erwähnt, noch die Assimilation in betracht, welche bei einer und derselben Pflanze um so kleiner sein wird, je kleiner die dem Lichte dargebotene

*) Le jardinier fleuriste II. 123.

transpirierende Oberfläche ist. In der That sehen wir nun bei den meisten Sukkulenten Einrichtungen getroffen, Gestaltungsverhältnisse auftreten, welche eine Vergrösserung der Oberfläche herbeiführen. Ich werde speziell bei den Kakteen nachweisen, dass eine solche Oberflächenvergrösserung in verschiedenen Verwandtschaftskreisen und auf verschiedene Weise eingetreten ist, und dass dadurch schliesslich, wenn wir die Organe nur ihrer Funktion nach betrachten, die verloren gegangenen Blattorgane — nur in andrer Form — wieder auftreten. Auch bei den Euphorbien und Stapelien lässt sich derselbe Vorgang beobachten. Die Oberflächenvergrösserung findet statt durch Bildung von warzenartigen Hervorwölbungen bei den Mamillarien und einigen Euphorbien, sowie Stapelia mamillaris, durch Entstehung von oft weit vorspringenden Rippen, Flügeln oder Längsleisten am Stamme (viele Kakteen, Euphorbien, Stapelia grandiflora), durch Entwickelung des Vegetationskörpers zum Flachspross (Opuntia und viele andere), durch Bildung von Sprossen begrenzten Wachstums, welche die Form und Funktion von Blättern haben etc. etc. Auf ein Beispiel für den letztangeführten Fall sei hier hingewiesen. Rhipsalis mesembryanthemoides (Taf. IV Fig. 3) führt seinen Namen mit Recht. Denn in der That gleichen die Sprosse dieser Kaktee sehr den beblätterten Sprossen mancher Mesembryanthemum-Arten, z. B. Mes. barbatum, sie sind besetzt mit cylindrischen fleischigen Blättern, welche in Wirklichkeit blattlose Sprosse begrenzten Wachstums sind.

Die Schilderung der Stammsukkulenten sei in der Weise hier vorgeführt, dass zuerst für Euphorbia angeführt wird, welche Verschiedenheit in der Ausgestaltung des Pflanzenkörpers innerhalb einer und derselben Gattung herrscht,*) während für die Kakteen auf Grund ausgedehnter Untersuchungen der Zusammenhang der verschiedenen Formreihen dargelegt werden soll; die Asklepiadeen seien nur anhangsweise kurz erwähnt.

A. Euphorbia.

Die Gattung Euphorbia hat in der botanischen Litteratur eine bedeutende Rolle gespielt wegen ihres interessanten Blütenbaues, welcher Gegenstand vielfacher, jetzt wohl im wesentlichen als er-

*) Ich werde dabei nur die mir näher bekannt gewordenen Formen erwähnen, ohne Zweifel sind manche, an seltenen Pflanzen sich findende Verhältnisse mir entgangen.

ledigt zu betrachtender Streitfragen gewesen ist. Dass im Gegensatz gegen den ziemlich einförmigen Bau des Fortpflanzungsapparates die Vegetationsorgane eine erstaunliche Vielgestaltigkeit zeigen, ist zwar aus den Diagnosen systematischer Werke herauszulesen, aber nach diesen wird sich jemand, der die Pflanzen nicht selbst gesehen hat, weder ein Bild ihrer äussern Gestaltung, noch der Beziehungen, in welche diese zu den äusseren Bedingungen steht, machen können. Erinnern wir uns zunächst an unsere einheimischen Euphorbiaceen. Dieselben weichen in ihrer Organbildung in nichts ab von anderen Pflanzen, es sind teils einmal fruchtende, teils ausdauernde Pflanzen mit wohlentwickelten Blättern, häufig sind auch die Sprossachsen grün und nehmen so an der Assimilation teil, ohne dass dies aber den Blättern gegenüber irgendwie in betracht käme. Als Extrem kann diesen gegenübergestellt werden Euphorbia meloformis (Taf. I Fig. 3), bei welcher an dem „melonenförmigen", fleischigen Stamm die Blätter fast spurlos verkümmert sind. Es lässt sich die Gestaltung der Euphorbien etwa in folgende, natürlich nicht streng getrennte Rubriken bringen:

I. Blätter normal, wohlentwickelt, längere Zeit als Assimilationsorgane dienend.

1) Sprossachse nicht wasserspeichernd, verlängert; hierher zahlreiche Formen, z. B. unsre einheimischen.

2) Sprossachse verkürzt, Pflanze mit unterirdischem Reservestoffbehälter; Beispiel: Euphorbia tuberosa. Knollen dieser Pflanze verdanke ich der grossen Freundlichkeit des Herrn Dr. Marloth in Kapstadt. Diese Euphorbia verhält sich biologisch ganz wie die Knollen- und Zwiebelpflanzen. Sie besitzt unterirdische (wahrscheinlich Wurzel-) Knollen, welche eine Rosette von Blättern treiben, welche in der trocknen Jahreszeit ohne Zweifel absterben, während die Knollen ausdauern.

3) Sprossachse als Reservestoffbehälter (namentlich Wasserspeicher) ausgebildet, nicht mit Chlorophyllgewebe bedeckt. Hierher gehört die merkwürdige Euph. bupleurifolia, von welcher Fig. 1 auf Taf. I eine verkleinerte Darstellung gibt, und zwar von einem Exemplare, welches kurz vor dem Austreiben steht. Die Pflanze besitzt einen annähernd cylindrischen Stamm, dessen Oberfläche rautenförmig gefeldert ist. Es ist der Stamm nämlich bedeckt mit einem Panzer schwärzlicher kurzer Schuppen. In der trocknen Zeit ist er, nach seinem Verhalten in der Kultur zu urteilen, blattlos,

in der eigentlichen Vegetationszeit trägt er eine aus zahlreichen Blättern bestehende Blattkrone, deren Blätter denjenigen einiger Bupleurum-Arten gleichen (Fig. 25). Der Schuppenpanzer schützt den Stamm vor Verdunstung; die Oberfläche der Schuppen ist bedeckt mit einem ziemlich entwickelten Korkgewebe, dessen graulichbraune Farbe von braunen Inhaltskörpern der Korkzellen herrührt. An älteren Schuppen ist der Kork und ein Teil des unter ihm liegenden Gewebes zerknittert und es kommt so eine aus aneinander-



Fig. 25. Euphorbia bupleurifolia. Spitze eines Stammes mit ausgetriebener Blattkrone (auf $^1/_2$ verkleinert). M. G.

liegenden verbogenen Zellmembranen gebildete Haut zustande, deren Entstehung der des sogenannten „Horngewebes“ entspricht. Die Schuppen selbst sind nichts andres, als die unteren Teile der Blattstiele. Die stehenbleibenden Blattbasen aber wachsen nach der Abgliederung des Blattes offenbar noch weiter, manche derselben findet man nach unten gebogen, und alle zusammen stellen den erwähnten Schuppenpanzer dar, ähnlich wie die Stämme einer Cycas von den stehenbleibenden Blattbasen umgeben sind. Verzweigung habe ich (abgesehen von den nach der Samenreife absterbenden und dann abfallenden Inflorescenzachsen) an einer grösseren Zahl von Exem-

plaren (in Belgien) nicht gesehen, ob sie bei älteren Exemplaren dennoch eintritt, muss dahingestellt bleiben.

4) Sprossachse fleischig, mit Assimilationsgewebe bekleidet, Blätter zur Zeit der Ruheperiode abfallend. Hierher gehört z. B. Euphorbia nereïfolia, eine in Gärten viel kultivierte Art mit Blättern, welche die des Oleanders, nach welchem die Pflanze benannt ist, an Grösse zu übertreffen pflegen. Diese Abteilung bildet den Übergang zur folgenden, von der sie sich unterscheidet durch den Besitz grosser und längere Zeit funktionierender Laubblätter.

II. Blätter verkümmert, früh hinfällig, Sprossachse Assimilationsorgan und Reservestoffbehälter. Wie oben erwähnt, ist diese Abteilung mit der vorigen durch Übergangsformen verknüpft. Die Verkümmerung eines Organes besteht darin, dass dasselbe auf einer bestimmten Entwickelungsstufe stehen bleibt. Diese Stufe ist bei den einzelnen Arten verschieden, und auch bei ein und derselben Art keine feststehende. Kräftig ernährte Exemplare bilden auch ihre verkümmernden Blätter besser aus, als schlecht ernährte. Bei Euph. Hernentiana z. B. beobachtete ich Sprosse mit ganz kleinen, verkümmerten Blättchen, und solche, bei denen die letzteren eine Länge von 5 Cent., eine Breite von 2 Cent. erreichten; am kleinsten von allen mir bekannten Formen bleiben die Blattrudimente bei Euph. meloformis, aber vorhanden sind sie überall (vgl. z. B. Fig. 26 von Euph. grandicornis).



Fig. 26. Euphorbia grandicornis. Oberer Teil eines (im Wachstum begriffenen) Sprosses, schief von oben gesehen. Nat. Grösse. M. G.

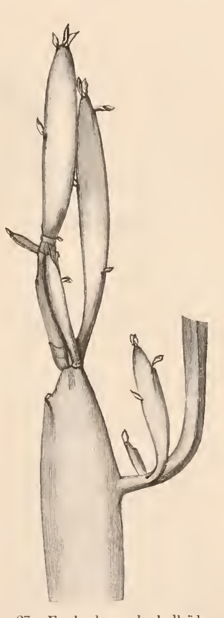


Fig. 27. Euphorbia xylophylloïdes. Sprossstück, nat. Grösse. M. G.

Auch hier lassen sich verschiedene Ausbildungsstufen des Vegetationskörpers unterscheiden, von denen ich nur einige hier kurz anführen will.

Euph. Tirucalli steht dem gewöhnlichen Verhalten nach sehr nahe: cylindrische, etwa 2 Millimeter dicke, reich verzweigte Sprosse, deren Rindenparenchym als (vom Assimilationsgewebe nicht scharf unterschiedener) Wasserspeicher dient. Denken wir uns die cylindrischen Sprosse von Euph. Tirucalli flach abgeplattet (und dadurch



Fig. 28. Euphorbia caput Medusae („Euph. Commelyni"). Stark verkleinert. M. G.

natürlich die assimilierende Oberfläche vergrössert), so erhalten wir Euph. xylophylloïdes (Fig. 27).

Bei anderen Arten sitzen die Blätter dicht gedrängt, so dass es zu einer Internodienbildung nicht kommt. Als Beispiel hierfür sei zunächst Euph. caput Medusae angeführt (Fig. 28). Dieser Euphorbie eigentümlich ist, dass der Hauptspross sehr kurz bleibt, aber eine grosse Menge Seitensprosse trägt. Das abgebildete Exemplar zeigte folgende Verhältnisse: der Hauptstamm hat oben etwa die Dicke einer starken Mannesfaust, nach unten wird er schmäler. Er trägt eine grosse Anzahl etwa fingerdicker Seitensprosse, welche in dem abgebildeten Original, welches eine zeitlang offenbar zu wenig Licht

erhielt, etwas zu lang und dünn sind. An denselben sind auch die dünnen schmalen Blattrudimente (welche ebenso am Hauptstamm vorkommen) sichtbar. Die Oberfläche der Zweige ist in Felder eingeteilt, welche dadurch entstehen, dass der unterste, mit dem Stammgewebe vereinigte Teil jedes Blattes als „Blattkissen“ etwas über die Stammoberfläche vorspringt, wie dies — wenngleich weniger auffallend — auch bei der in Fig. 32 *B* abgebildeten Keimpflanze von Euph. globosa der Fall ist.

Der Hauptspross und die Seitenäste, welche auf seinem abgeflachten Scheitel entspringen, sind hier also auffallend verschieden. Die Seitenäste dienen eine zeitlang (mehrere Jahre) als Assimilationsorgane, bringen unter Umständen Blüten und Samen hervor, sterben dann aber ab; abgestossen werden sie nach einiger Zeit, man findet ihre breiten Narben am untern Teil des Knollenstammes. Wie die Blätter vor dem Laubfall, werden sie vorher ausgesogen, die Baustoffe wandern offenbar in den Hauptstamm über. Dieser stellt den Speicher dar, in welchem die von den Seitenästen gebildeten Baustoffe und das von den Wurzeln aufgenommene Wasser aufbewahrt werden. Wir haben hier eine ganz ähnliche Oekonomie, wie bei Testudinaria elephantipes, welche ebenfalls Sprosse begrenzten Wachstums und eine Knolle als Speicher hat. Nur sind bei Euph. caput Medusae die Seitensprosse selbst von längerer Dauer und auch zur Wasserspeicherung eingerichtet, ferner kommen sie als Assimilationsorgane nicht durch ihre kleinen Blätter, sondern durch ihre Oberfläche in betracht. Es wäre von Interesse, zu erfahren, ob diese Seitensprosse vom Hauptspross etwa in Zeiten langandauernder Dürre ganz abgeworfen werden. Er selbst ist in seinem untern Teile mit einer — nicht dicken — Korkhülle bekleidet.

In botanischen Gärten trifft man Euph. caput Medusae oft in ganz andrer Form an. Der Marburger Garten z. B. besitzt ein Exemplar, welches einen langen cylindrischen, reich verzweigten Hauptstamm trägt, der also von dem des ächten Medusenhauptes sehr abweicht. Diese Form ist, wie ich überzeugt bin, entstanden aus einem Steckling, wozu einer der oben beschriebenen Seitenäste benützt wurde. Die Trennung vom Hauptstamm befähigt den Seitenspross, ein anderes Wachstum anzunehmen und sich zu verzweigen (was an Seitensprossen, welche am Hauptstamm sitzen, nie beobachtet wurde). Eine derartige Pflanze habe ich beobachtet, welche an ihrem Ende beschädigt war. Sie hatte an ihrer Basis einen Seitentrieb

gebildet, welcher vollständig den Medusenhaupttypus annahm, und bei zu Stecklingen benützten Seitenzweigen, welche kurz genug geschnitten werden, ist dies wohl von Anfang an der Fall. Jedenfalls verdient diese Frage eine kritische Untersuchung. Als festgestellt aber können wir schon nach dem Obigen betrachten, dass, so abweichend Seiten- und Hauptsprosse untereinander auch äusserlich sind, beide doch wesentlich gleiche Eigenschaften haben müssen,

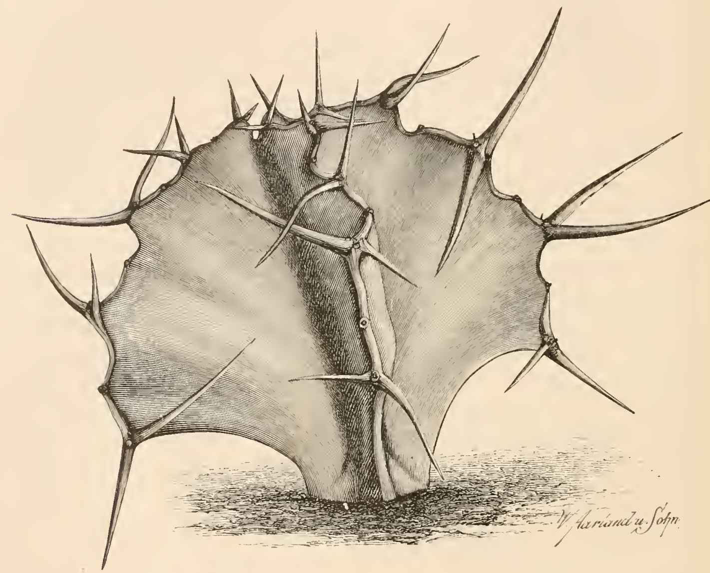


Fig. 29. Euphorbia grandicornis. Stecklingspflanze. Nat. Grösse. M. G.

denn sonst wäre es unverständlich, dass aus einem Seitenspross ein abweichend sich verhaltender Hauptspross entsteht. Wir werden auf diese Frage unten noch zurückzukommen haben, hier genüge es, auf die Thatsachen hingewiesen zu haben. Dadurch, dass, wie oben erwähnt, die „Blattkissen" etwas über die Stammoberfläche vorspringen, wird natürlich eine, wenn auch hier nicht bedeutende Vergrösserung der assimilierenden Fläche erzielt. Diese ist viel auffälliger bei Euph. mamillaris (Taf. I Fig. 2), welche dicht besetzt ist mit gewölbten Blattkissen, welche in Reihen übereinanderstehen; auf jedem Blatt-

kissen sitzt (im Jugendzustande) ein kurzes schmales Blatt, in dessen Achsel ein Dorn steht, bezüglich dessen auf die Figur und das oben Erwähnte verwiesen werden kann. Denken wir uns die Blattkissenreihen mit einander verschmolzen, so erhalten wir über die Stammoberfläche vorspringende Rippen. Diese finden sich unter den mit Euph. mamillaris verwandten Arten, z. B. bei Euph. polygona, heptagona, enneagona u. a.: fleischige Säulen mit sternförmigem Querschnitt. Ganz besonders ausgeprägt ist diese Rippenbildung bei Euph. grandicornis, von welcher Fig. 29 das Habitusbild einer Stecklingspflanze gibt. Wie die Vergleichung des Querschnitts zeigt, sind die Rippen hier zu flachen Flügeln entwickelt, auf deren Kante die

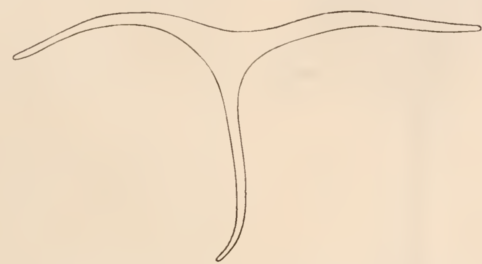


Fig. 30. Querschnitt durch einen Spross von Euphorbia grandicornis. Nat. Grösse. M. G.

grossen Dornen sitzen. Es ist klar, dass eine derartig ausgestattete Pflanze einer mit Blättern versehenen an Flächenentwickelung wenig nachgibt. Dementsprechend ist hier das Wachstum auch ein unvergleichlich rascheres, als bei der unten zu schildernden Euph. meloformis, die abgebildete Stecklingspflanze erreichte in einem Sommer mehr als das Vierfache ihrer ursprünglichen Höhe. Ich habe über den Standort derselben nichts finden können, vermute aber, dass es keinenfalls ein langer Trockenheit ausgesetzter ist, entsprechend dem, was unten über die Kakteen mit flachen, fleischigen Sprossen auszusagen sein wird.

Derartige Euphorbien werden zu stattlichen Bäumen, so z. B. die in Natal häufige, mit dreikantigen Sprossen ausgestattete Euph. grandidens, deren Stamm oft Mannsdicke erreicht*) und oben eine Krone dreikantiger Zweige trägt. Der Hauptspross selbst ist bei

*) Fritsch, Südafrika bis zum Zambesi, pag. 121.

dem abgebildeten Exemplare fünfkantig. Auf diese Verschiedenheit mache ich hier aufmerksam, weil sie bei anderen Euphorbien in erhöhtem Masse wiederkehrt und von allgemeinerem Interesse ist. Es kann nämlich keinem Zweifel unterliegen, dass bei den „blattlosen“ Euphorbien alle Sprosse ursprünglich gleichartig waren, und dass somit die Verschiedenheit, welche bei manchen durch die seitliche Stellung bedingt ist, eine nachträglich aufgetretene ist. Wir können diesen Vorgang durch alle Abstufungen hindurch im ganzen Pflanzenreiche verfolgen. Sehr deutlich z. B. bei den Coniferen. Die sämtlichen Sprosse einer Tanne sind im Knospenzustande einander gleich, sie tragen ringsum gleichmässig verteilte Nadeln. Diese Verteilung bleibt aber nur beim Hauptspross erhalten, bei den Seitenästen „scheiteln“ sich die Nadeln so, dass sie annähernd in eine Ebene zu liegen kommen, und drehen ihre Oberseite dem Lichte zu. Ausserdem bleiben an diesen Seitenästen die auf der Oberseite des Zweiges stehenden Nadeln kleiner. Schneidet man aber den Hauptspross über einem Seitenast ab, so richtet sich dieser auf (vorausgesetzt, dass er nicht zu alt ist), und an seinen in vertikaler Stellung neugebildeten Teilen stehen die Nadeln ringsum und sind alle gleich lang (natürlich innerhalb gewisser Grenzen). Bei der abweichenden Ausbildung von Seiten- und Hauptspross der Coniferen kommen zweierlei Faktoren in betracht, welche vielfach nicht klar auseinander gehalten werden: der Einfluss des Hauptsprosses hält den Seitenspross in seiner horizontalen resp. geneigten Lage; der Einfluss des Lichtes veranlasst die Nadeln sich so zu drehen, dass sie



Fig. 31. Euphorbia grandidens. Altes Topfexemplar, stark verkleinert. M. G.

annähernd in eine Ebene fallen und ihre Oberseite nach oben kehren, oder bei den kurzen, der Zweigoberfläche dicht anliegenden, schuppenförmigen, und einer Drehung unfähigen Thujanadeln, dass die Oberseite des ganzen Zweiges sich anatomisch anders ausbildet, als die Unterseite, wie schon an der verschiedenen Farbe kenntlich ist. Derartige Zweige verhalten sich, biologisch betrachtet, ebenso wie Blätter, deren dem Lichte zugekehrte Seite anders gebaut ist, als die entgegengesetzte. Nur ist bei den Blättern diese Strukturverschiedenheit eine erbliche, bei den Thujazweigen eine durch den Lichteinfall bedingte. Indes wird auf derartige Erscheinungen noch zurückzukommen sein, z. B. bei Besprechung der Luftwurzeln der Orchideen. Kehren wir zu den Euphorbien zurück, so lässt sich die Verminderung der Kantenzahl bei den Seitensprossen von Euph. grandidens allenfalls auf die dem Hauptspross gegenüber weniger kräftige Ernährung zurückführen, indes fehlt es hier an experimentellen Grundlagen. Euphorbia trigona, welche, wie der Artnamen besagt, dreikantige (dunkelgrüne, aber mit ziemlich grossen Blättern besetzte) Sprosse besitzt, hat öfters zweikantige, flache Seitensprosse, und dasselbe ist in ausgeprägterer Weise der Fall bei Euph. platyclada, deren blattähnliche Zweige denen von Phyllocactus (vgl. Fig. 13) gleichen, aber gelegentlich in dreikantige übergehen und dadurch ihren Ursprung verraten, und Euph. alaciorne. Von letzterer sah ich im botanischen Garten in Brüssel ein Exemplar, welches offenbar aus einem als Steckling benützten Seitenspross erwachsen war. Es war unten zweikantig, oben dreikantig, und trug (wie dies bei dieser Art Regel ist) zweikantige Seitensprosse. Die Haupt- und Seitensprosse also verdanken ihre Verschiedenheit ihrer durch ihre gegenseitigen Beziehungen*) bestimmten verschiedenen Wachstumsrichtung. Bei den Kakteen wird darauf bei Besprechung von Opuntia brasiliensis zurückzukommen sein.

Zum Schlusse seien diesen Euphorbien noch zwei Formen gegenübergestellt, bei denen die Verringerung der transpirierenden Oberfläche eine sehr weitgehende, das Wachstum dementsprechend ein langsames ist.

Euph. meloformis (vgl. Taf. I Fig. 3) besitzt einen fleischigen, sich der Kugelgestalt nähernden Vegetationskörper. Alte Exemplare scheinen, nach einer Anzahl importierter zu urteilen, mehr abgeflacht

*) Vgl. K. Goebel, Die gegenseitigen Beziehungen der Pflanzenorgane. Berlin, Habel. 1884.

zu sein. Der Vegetationspunkt ist hier, wie bei vielen ähnlich geformten Kakteen, in einer Einsenkung des Scheitels verborgen und dadurch geschützt. Der Eingang in den Trichter, an dessen Grund der Vegetationspunkt liegt, wird durch die rudimentären, und sehr bald abfallenden Blattanlagen verengert. Bei den anderen fleischigen Euphorbien sind die Vegetationspunkte der Seitensprosse durch einige dicke Schuppen geschützt. Es ist klar, dass Euph. meloformis eine Form darstellt, welche an Standorten mit langen Trockenperioden zu wachsen im stande ist; sie kommt in der Karroo vor. Vielleicht stammt sie ab von einer säulenförmigen, gerippten Form, wenigstens zeigt sie eine Anzahl stumpfer, wenig vorspringender Rippen, welche durch seichte Thäler von einander getrennt sind.*)

Euph. globosa zeigt ebenfalls die Kugelform des Vegetationskörpers, der hier bei älteren Exemplaren besteht aus einem Haufwerk kugeliger Sprosse und Sprossglieder, deren unterste durch eine Korkhaut ihre grüne Farbe verlieren. Die Blätter sind hier mehr entwickelt, als bei Euph. meloformis, aber kommen ihren Leistungen nach jedenfalls sehr wenig in betracht. Nicht ohne Interesse sind die Übergangsformen zwischen kugeligen und cylindrischen Sprossen, die namentlich bei der Blütenbildung auftreten: die Sprosse, welche die Blütenstiele (oder richtiger Inflorescenzstiele) tragen, zeigen diese Übergänge vielfach.

Von der reichen Mannigfaltigkeit der sukkulenten Euphorbien sind hier nur wenige Beispiele angeführt worden. Eine ausführlichere Schilderung würde gezeigt haben, dass zwischen der Gestaltung der einzelnen Arten noch mehr Übergänge sich finden, als oben hervorgehoben wurden, und dass von einer gemeinschaftlichen, etwa Euph. Tirucalli oder mauritanica ähnlichen Form nach verschiedenen Richtungen hin sich Reihen entwickelt haben. Hier würde indes eine solche eingehende Betrachtung viel zu weit führen. Es sei nur noch auf die Keimung aufmerksam gemacht, namentlich deshalb, weil sie zeigt, wie vorsichtig, wenn wir uns so ausdrücken wollen, diese Pflanzen in der Wasserspeicherung sind. Diese beginnt nämlich schon recht frühe: das Stengelglied unter den Keimblättern, das hypokotyle

---

*) Beiläufig sei (was ich von Boissier in De Candolle Prodr. XV^{b}. pag. 97 nicht angegeben finde) bemerkt, dass Euph. meloformis (und ebenso auch Euph. bupleurifolia) zu den wenigen dioecischen Euphorbien gehören. Von beiden Arten kultiviere ich männliche und weibliche Exemplare.

Glied schwillt an (Fig. 32 u. 33) und erreicht z. B. bei Euph. globosa recht beträchtliche Dimensionen. Ganz dasselbe werden wir von den Kakteen unten nachweisen, und schon im Vorhergehenden wurde mehrfach darauf hingewiesen, dass dies nicht der einzige Punkt ist,

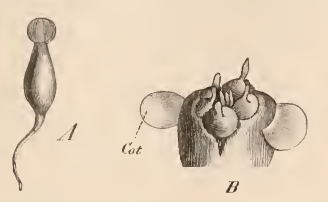


Fig. 32. Euphorbia globosa. Keimung, *A* junge Keimpflanze von der Seite, das hypokotyle Glied angeschwollen, *B* oberer Teil einer älteren Keimpflanze, *Cot* Cotyledonen. M. G.



Fig. 33. Keimpflanze von Euphorbia canariensis, vergr. M. G.

in welchem die beiden, systematisch einander sehr fernestehenden Familien mit einander übereinstimmen, die Kotyledonen sind aber bei den Euphorbien, deren Keimung ich untersuchte, wohlentwickelt, während dies bei manchen Kakteen nicht der Fall ist.

B. Kakteen.

Die sukkulenten Euphorbien gehören der alten Welt an und haben ihre Hauptverbreitung in Afrika. Die Kakteen dagegen gehören Amerika an. Ausserhalb desselben sind Kakteen vielfach verwildert, ich erinnere nur an das oben über das Vorkommen von Opuntia in Südafrika Gesagte, und an ihr scheinbar spontanes Wachstum in Südeuropa; eine Form aber, Rhipsalis Cassytha, ist auch in Südafrika,*) auf der Insel Mauritius und in Ceylon gefunden worden. Nun ist diese Pflanze (vgl. Taf. IV. Fig. 2) eine epiphytische. Sie besitzt kleine, in einem sehr klebrigen Fruchtfleisch eingebettete Samen, welche ohne Zweifel, ähnlich wie die der Mistel, durch Vögel verbreitet werden. Wie ich mich überzeugt habe, klebt das Fruchtfleisch die Samen an Rinde und andere Gegenstände, wenn es etwas austrocknet, fest an, und es ist deshalb leicht verständlich, dass die Samen dadurch, dass sie einem Vogel angeklebt werden, verschleppt werden. Dass dies gerade bei Rhipsalis Cassytha der Fall ist, ist

*) Vgl. Harvey und Sonder, Flora capensis, Vol. II. pag. 480. Harvey lässt dort die Artzugehörigkeit offen.

jedenfalls mit auf ihr sehr häufiges Vorkommen in ihrer Heimat zurückzuführen.

Auf die geographische Verbreitung kann hier im übrigen nicht näher eingegangen werden. Es sei nur erwähnt, dass in Amerika Kakteen noch in einer nördlichen Breite von 59° (Opuntia missourensis) bis zu einer südlichen von 49° verbreitet sind; einige steigen auch zu bedeutender Höhe in den Gebirgen empor. Echinocactus Simpsoni z. B. (resp. die wohl nur als Standortsform derselben aufzufassende var. minor) wächst in Colorado noch in einer Höhe von 3000 Meter,*) und ist hier jedenfalls im Winter längere Zeit von Schnee bedeckt; in Mexiko fand Karwinski bis 3500 Meter Meereshöhe noch Mamillaria vetula und supratexta, während Melocactus u. a. in den heissen Niederungen leben. In einigen Gegenden, z. B. in grossen Strichen von Arizona und den angrenzenden Teilen Mexikos, auf einigen westindischen Inseln und in dürren Gebieten Brasiliens (vgl. oben) spielen die Kakteen durch die Massenhaftigkeit ihres Vorkommens eine grosse Rolle bei der Zusammensetzung der Vegetation, so sehr, dass vielfach andere Pflanzen ganz zurücktreten. So mannigfaltig und eigentümlich nun auch die verschiedenen Kakteenformen sind, so übereinstimmend sind die Klagen der Reisenden über die Eintönigkeit dieser Pflanzenform: „Ein paar Mahagonibäume gelten auf Curaçao als eine Sehenswürdigkeit, denn in der Regel bemerkt man nicht viel mehr, als haushohe Cereen, die ihre seltsamen, armleuchterähnlichen Stämme gelangweilt in die Luft strecken, oder krüppelhafte Bäume von kaum mehr als 5 Fuss Höhe, von denen der Dividivi genannte vor allem vertreten ist“ —**) Vom Küstengebirge, dieser durch trostlose Dürre ausgezeichneten Insel, wird gesagt (a. a. O.), dass man daselbst keinen sicheren Schritt thun kann, da man jeden Augenblick Gefahr läuft, zwischen den Zacken der gehobenen Korallenkalke fehl zu treten, „während grosse Melocactus-Arten, die, Seeigeln ähnelnd, in gewaltigen Mengen auf den Klippen wachsend im Verein mit den Cereen und anderen krüppeligen Sträuchern überall ihre Dornen zu schmerzlichem Angriff bereit halten“. In der That, bedenkt man, dass die Regenzeit auf dieser Insel zuweilen jahrelang ausbleibt — kürzere Trockenperioden würden ja jedenfalls eine grössere Anzahl von Pflanzen überstehen können —,

---

*) Engelmann, Botanical works, pag. 230.

**) Martin, Westindische Skizzen, pag. 115.

so wird es nicht wundernehmen, dass die Kakteen dort einen so hervorstechenden Charakterzug der Vegetation bilden.

Eine der eigentümlichsten Kakteenformen ist der am Gilapass wachsende Cereus (oder wenn man will Pilocereus) giganteus. Er erreicht bei einem Durchmesser von 1—2 Fuss eine Höhe von 20 bis 60 Fuss, seine Früchte sind von Menschen und Tieren sehr geschätzt. Den Eindruck, welchen diese Gewächse machen, schildert Engelmann folgendermassen: „Wo diese Bäume massenhaft vorkommen, verleihen sie der Landschaft einen höchst eigentümlichen Charakter, dessen Neuheit und völlige Verschiedenheit von allem andern zunächst nicht nur einen merkwürdigen, sondern auch angenehmen Eindruck macht. Aber wenn das Auge sich an denselben gewöhnt hat, so tritt allmählich eine Änderung des Eindrucks ein, und statt angenehm, wirkt derselbe schliesslich einförmig und abstossend. Es ist dies nur zu erklärlich, denn soweit das Auge reicht, sieht man in den Thälern und auf den Bergen nicht viel mehr, als Felsblöcke und die stattlichen, aber schrecklich düsteren (awfully sombre) Gestalten des Cereus giganteus.“ —

Es braucht wohl kaum darauf hingewiesen zu werden, dass, weil die Kakteen an Standorten mit langen Trockenperioden zu wachsen vermögen, sie deshalb noch keineswegs ausschliesslich an dieselben gebunden sind, und dass, wie auch einige der kurzen vorhergehenden Angaben zeigen, die einzelnen Arten selbst unter verschiedenen äusseren Bedingungen wachsen. Die Peireskien z. B., beblätterte Formen, wachsen an Waldrändern etc., eine ganze Anzahl Kakteen aus den Gattungen Phyllocactus, Lepismium, Rhipsalis sind Epiphyten. Auf diese Verhältnisse wird indes unten noch zurückzukommen sein, hier seien nur die Verbreitungsmittel der Kakteen noch kurz erwähnt.

Die Verbreitung erfolgt grösstenteils durch Samen, welche von Tieren um so mehr verschleppt werden können, als die Früchte meist Beeren darstellen, deren saftiges Fruchtfleisch von vielen Tieren gern gefressen wird, während die Samen wohl, wie in vielen anderen derartigen Fällen, unverdaut abgehen. Das Fruchtfleisch kommt auf merkwürdige Weise zustande. Bei anderen saftigen Früchten wird es geliefert dadurch, dass die Fruchtwand fleischig wird, auch die Placenten (welchen die Samen angeheftet sind) werden, wo sie massiger ausgebildet sind, zur Fruchtfleischbildung verwendet, während bei Citrus dasselbe dadurch zustande kommt, dass auf der Innen-

seite der Fruchtknotenfächer sich Wucherungen bilden, welche, die ersteren allmählich erfüllend, das Fruchtfleisch darstellen. Wieder in anderen Fällen, z. B. bei der Terebinthacee Anacardium und bei der Rhamnacee Exocarpus ist das „Fruchtfleisch" gar nicht ein Teil der Frucht, sondern der fleischig angeschwollene, sehr vergrösserte Blütenstiel, bei der Erdbeere bekanntlich der Blütenboden. Bei einigen Früchten wird der Samen mit einer fleischigen Hülle umgeben, welche zum Gefressenwerden bestimmt und meist durch sehr lebhafte Farben ausgezeichnet ist, sei es, dass diese Hülle ein besonders abgegrenzter, den Samen umgebender Teil des Fruchtfleisches ist (Momordica Charantium, wo dieser Samenmantel hochrot gefärbt ist), oder ein Teil der Samenschale (Magnolia), oder eine nachträglich entstandene Wucherung, ein Arillus (z. B. Evonymus europaeus, wo der gelbe Arillus lebhaft absticht gegen die rote Fruchthülle, Zingiberaceen, Myristica und viele andere). Die Kakteen aber stellen den einzigen, bis jetzt bekannten Fall dar (möglich, dass die Grossularieen sich ähnlich verhalten), in welchem das Fruchtfleisch hauptsächlich hervorgeht aus den Stielen der Samenanlagen. Vermutet wurde dies schon von Zuccarini, nachgewiesen von Engelmann*): Der „funiculus" (Stiel des Samens) schwillt an, die Zellen desselben trennen sich von einander, ein süsses Fruchtfleisch bildend, in welchem die Samen eingebettet sind. Auf die abweichende Bildung der Opuntiensamen soll hier nicht eingegangen werden. Ebensowenig auf die trockenhäutigen Früchte von Echinocactus, über deren Verbreitung nichts näheres bekannt ist; dagegen sei eine Eigentümlichkeit der Form und des Wachtums von Mamillaria und Melocactus erwähnt, welche mit der Fruchtbildung im Zusammenhang steht. Bei Mamillaria stehen die Blüten in den Achseln der bestachelten Warzen, mit denen die ganze Pflanze dicht besetzt ist (vgl. Fig. 34), der Fruchtknoten ist hier zunächst versteckt, später zeigt er ein ziemlich bedeutendes Längenwachstum, wird keulenförmig, ragt über die Warzen ziemlich weit hervor, und ist so den Vögeln zugänglich, denen die langgestreckten Beeren auch durch ihre Färbung auffallen müssen.

Einige Kakteen besitzen auch eine Verbreitung und Vermehrung durch abgelöste Sprossglieder. Mam. gracilis Pfr. (welche, wie Salm-Dyck mit Recht bemerkt, treffender als Mam. fragilis bezeichnet würde) bedeckt sich dicht mit kleinen, annähernd kugeligen, etwa

*) Engelmann, The pulp of Cactus fruit, a. a. O., pag. 235.

haselnussgrossen Seitensprossen. Diese brechen leicht ab, schon ein stärkerer Wasserstrahl kann dies bewirken, und ebenso können die bestachelten Sprosse sehr leicht an Tieren hängen bleiben, die sie dann verschleppen. Besonders eigentümlich ist Opuntia fragilis. Diese



Fig. 34. Mamillaria elephantidens. Nach Lemaire (?). Nat. Grösse.

Art ist gemein am Fuss der Rocky mountains. Man findet aber nur sehr selten Blüten und noch viel seltener Früchte. Sie scheint sich hauptsächlich durch ihre äusserst spröden Sprosse fortzupflanzen, welche schon der Wind leicht abbrechen und fortführen kann. Auch bei Opuntia curassavica, Bigelowi, sowie bei Opuntia aurantiaca u. a. brechen die Äste leicht ab und heften sich durch ihre mit Widerhaken besetzten Dornen zum Ärger der Vorübergehenden den Kleidern an. Solche abgetrennte Sprossstücke aber schlagen leicht Wur-

zeln und ergänzen sich so zu vollständigen Exemplaren. Dass bei kriechenden Kakteen eine Vermehrung durch Absterben der Hauptsprosse von hinten und Selbständigwerden der Seitensprosse stattfinden kann, ist selbstverständlich, ebenso ist bekannt genug, wie leicht sich die meisten Formen durch Stecklinge künstlich vermehren lassen. Die Kakteen bieten nun ein sehr schönes Beispiel einer Familie dar, in welcher sehr abweichende Formen mit einander durch

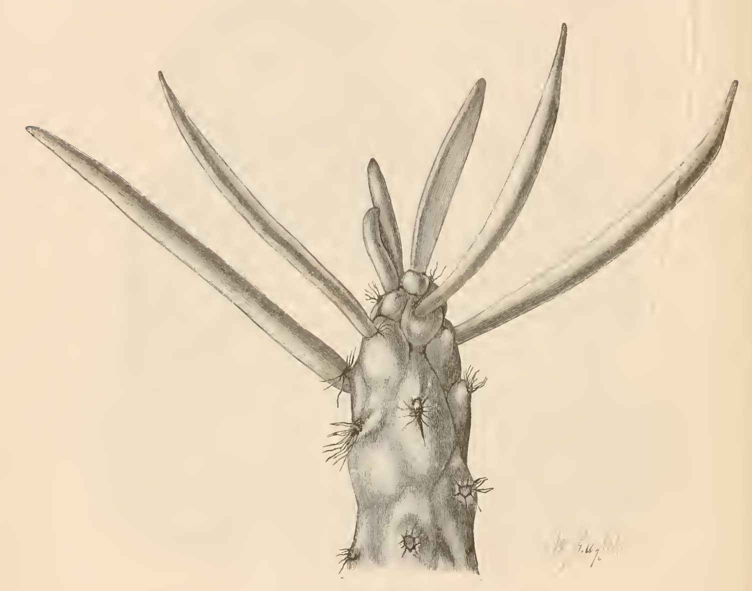


Fig. 35. Opuntia subulata (Peireskia subul. aut.) Engelmann.
Oberer Teil eines Sprosses. Nat. Grösse. M. G.

Zwischenstufen verknüpft sind, Verhältnisse, welche bei der einen nur andeutungsweise auftreten, sind bei der andern hochentwickelt, Parallelbildungen treten in verschiedenen Reihen auf, und die Untersuchung der Keimungserscheinungen führt zu interessanten Resultaten.*)

*) Meine Untersuchungen über Blütenbildung und systematische Gruppierung der Kakteen sollen später an einem andern Orte mitgeteilt werden, im Obigen nehme ich nur Rücksicht auf die Gestaltung des Vegetationskörpers.

Die gewöhnliche Gliederung höherer Pflanzen in Stamm und Blatt zeigt die Gattung Peireskia, P. grandifolia z. B. besitzt Blätter von recht beträchtlicher Grösse, ein Blatt eines kultivierten Exemplares z. B. mass 27 Centimeter in der Länge, 10 Centimeter in der Breite. Die Blätter sind fleischig und schleimreich, in ihrer Achsel stehen Dornenbüschel. Ich habe die Frage, ob die Dornen*) umgewandelte Blattorgane sind, experimentell zu lösen gesucht, indem ich oberhalb junger Blätter von P. grandifolia die Stammspitze abschnitt. Dadurch wird die Achselknospe dieses Blattes zum Austreiben angeregt, und sie bildet dann an Stelle der Dornen Blätter in derselben Stellung. Sind schon Dornen vorhanden und veranlasst man den Achselspross zum Austreiben, so können die Dornen auseinanderrücken und in der Achsel eines Dornes ein Seitenspross auftreten, was beweist, dass die Dornen umgewandelte Blätter sind, wie das schon Zuccarini angenommen hatte. — Auch der cylindrische, bedeutende Höhe erreichende Stamm ist z. B. bei P. spathulata schon deutlich fleischig und mit grünem Assimilationsgewebe überzogen.

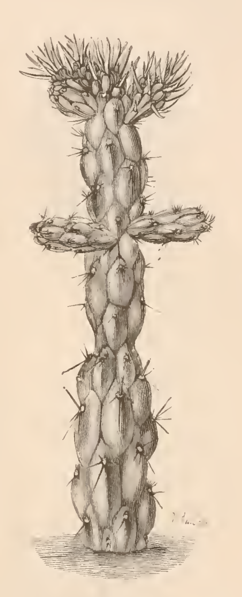


Fig. 36. Opuntia Stapelia (?). M. G. Stecklingspflanze, verkl. (Der Speciesnamen ist höchst wahrscheinlich unrichtig.)

An die Peireskien schliessen sich in ihrer äussern Gliederung einige Opuntien so nahe an, dass man diese Opuntia-Arten, ehe man ihre Blüten kannte, zu Peireskia stellte. Alle Opuntien haben fleischige, annähernd cylindrische grüne Blätter. Sehr stattlich entwickelt (mehr als 10 Centimeter lang) sind dieselben noch bei Op. subulata Fig. 35 (deren Zugehörigkeit zu Opuntia erst Engelmann erwies, während man sie früher zu Peireskia gestellt hatte), und die etwas abgeflachten Blätter sind hier auch längere Zeit als Assimilationsorgane und zugleich als Wasserspeicher thätig. Beide Funktionen aber

*) Statt des Ausdrucks Dornen wird vielfach — gelegentlich auch hier — von Stacheln geredet.

kommen auch der fleischigen, mit Assimilationsgewebe überzogenen Sprossachse zu, die Pflanze vereinigt also die Charaktere einer Stammsukkulente und einer Blattsukkulente. Bei den übrigen Opuntien treten die Blätter an Grösse sehr zurück und fallen meist frühe ab; denken wir uns z. B. bei Opuntia subulata die Blätter auf eine Länge von etwa 2,5 Centimeter und dementsprechende Breite (ca. 0,6 Centimeter) und Dicke verringert, so erhalten wir Formen wie Opuntia cylindrica und andere mit cylindrischem Stamm, aber hinfälligen kleinen Blättern. Es lässt sich nun auch hier das oben bei Besprechung der Euphorbien betonte „Prinzip“ der Oberflächenvergrösserung nachweisen, und zwar bei Opuntia in dreierlei Weise:



Fig. 37. Opuntia brasiliensis. Stark verkleinert. M. G.

1. Durch Bildung von Vorsprüngen, welche über die Oberfläche des cylindrischen Stammes hervorragen. Diese Vorsprünge sind schon bei Op. cylindrica angedeutet, viel stärker entwickelt bei Op. Stapelia, Op. rosea u. a. Die Vorsprünge entsprechen biologisch denen der Euph. mamillaris (s. o. S. 62), sind aber nicht wie dort einfache Blattkissen, sondern verwickeltere Organe, deren Entstehung unten bei Besprechung der Mamillarien klargelegt werden soll.

2. Entwickelung der Seitensprosse zu Flachsprossen, während der Hauptstamm cylindrisch bleibt. Hierher gehört nur Op. brasiliensis, von welcher Fig. 37 ein Habitusbild gibt. Diese sehr eigentümliche Art besitzt einen, beträchtliche Höhe erreichenden, cylindrischen Stamm, der eine Anzahl flacher Seitensprosse trägt, die vertikal gestellt sind. Sie verzweigen sich ihrerseits weiter, aber im Gegensatz zum Hauptspross, an welchem die Äste ringsum verteilt sind, stehen die Seitensprosse der Äste nur auf der obern und untern Kante derselben, selten bei schief gerichteten Ästen auf deren Oberseite, dem Rande nahe. Die Seitensprosse höherer Ordnung sind sehr dünn,

sie haben etwa die Dicke eines mittelstarken Pappdeckels, auf ihnen sitzen (auf kleinen Höckern) kleine, früh hinfällige Blättchen. Die Seitensprosse erster Ordnung sind weniger dünn und an ihrer Basis cylindrisch, sie bilden also eine Art Mittelglied zwischen der Form des Hauptsprosses und der Seitensprosse höherer Ordnung. Auf dies Verhältnis wird unten noch kurz zurückzukommen sein. Hier sei die Keimungsgeschichte der Pflanze kurz geschildert, und zwar, da die von mir ausgesäeten Samen leider nicht keimten, nach Pfeiffers*) Mitteilung. Die junge Pflanze besteht aus einem einfachen, mehr oder weniger bestachelten Stamm (also ebenso, wie bei anderen cylindrischen Opuntien), welcher an der Seite rundliche, ganz dünne Glieder — Flachsprosse — austreibt. Diese fallen jährlich, sobald neue erschienen sind, ab, und erst wenn der Stamm etwa 1 Meter hoch ist, verästeln sich die Seitentriebe (d. h. treiben Flachsprosse zweiter Ordnung) und fallen nicht wieder ab. Später erscheinen auch cylindrische, mit der Hauptachse übereinstimmende, Flachsprosse tragende Äste.



Fig. 38. Opuntia brasiliensis (verkleinert). Ein als Steckling benutzter Flachspross, welcher einen cylindrischen Stamm getrieben hat. M. G.

Wir haben hier also eine Pflanze vor uns, welche „physiologische Blätter“ bildet, Flachsprosse, welche Form und Funktion der Blätter besitzen und wie diese abgeworfen werden. Nun sind cylindrische und Flachsprosse hier der Anlage nach einander vollständig gleich. Das zeigt sich bei Untersuchung des Vegetationspunktes beider, auch an dem des Flachsprosses ist der Vegetationspunkt drehrund und bildet nach allen Seiten hin Blattanlagen, die Abplattung tritt erst später ein. Die abweichende Ausbildung der Seitensprosse, deren biologische Bedeutung ohne weiteres einleuchtet, ist auch hier bedingt durch ihre Beziehung zum Hauptspross resp. zur ganzen übrigen Pflanze. Behandelt man nämlich die flachen Seitensprosse als Stecklinge, so sind sie imstande, cylindrische, also mit dem Hauptspross übereinstimmende Sprosse zu liefern. Ich verweise auf Fig. 38, meine Versuche über die näheren Umstände, die hierbei in betracht kommen, sind noch nicht abge-

*) Pfeiffer und Otto, Auswahl schönblühender Kakteen, T. XXIX.

schlossen; bemerkt sei nur, dass auch Flachsprosse an solchen Stecklingen auftreten können.

3. Sämtliche Sprosse (auch der Hauptspross) bilden sich zu Flachsprossen aus.

Dies ist der Fall bei sehr vielen Opuntien, und solche, welche nicht eine grössere Anzahl Arten kennen, verbinden mit dem Begriff Opuntia gewöhnlich die Vorstellung von Formen, welche den in Südeuropa eingebürgerten (Op. vulgaris, Ficus indica, amyclaea) gleichen: Pflanzen mit gegliederten, dicken Flachsprossen. Hier möchte ich bezüglich dieser Opuntien nur auf einige Punkte aufmerksam machen. Zunächst darauf, dass die Keimpflanzen aller von mir daraufhin untersuchten hierhergehörigen Opuntien zunächst cylindrisch sind, und erst später sich abflachen; zweitens darauf, dass die Sprosse, welchen die Blüten eingesenkt sind, radiäre Gestalt haben. Der „Fruchtknoten“ ist nämlich aussen mit Blättern und in deren Achseln stehenden Stachelbüscheln besetzt, was daher rührt, dass er einem konkav gewordenen Sprosse eingesenkt und mit demselben verwachsen ist; daher rührt auch die altbekannte Thatsache, dass an der Aussenseite von Opuntiafrüchten — deren Samen bei uns regelmässig verkümmern — neue Blüten oder, bei kräftigerer Ernährung, Seitensprosse sich bilden; wie weit das bei Früchten, welche Samen ansetzen, der Fall sein kann, verdient nähere Prüfung. Inwieweit das Licht bei dem Flachwerden der cylindrisch angelegten Sprosse beteiligt ist, ist ebenfalls näher zu untersuchen; Opuntiasprosse, welche bei Lichte angelegt waren, wuchsen bei meinen Versuchen bei Lichtabschluss als Flachsprosse weiter. Es muss bezüglich dieser Frage auf eine spätere Mitteilung verwiesen werden. Hier kommt es mir darauf an, nachzuweisen, dass wir als Ausgangspunkt zu betrachten haben Opuntien mit cylindrischen Stämmen, und dass die anderen Formen ihre Gestaltung, wenn wir eine beliebte naturphilosophische Phrase anwenden wollen, dem „Streben“ nach Oberflächenvergrösserung verdanken. Die Reihe, die hier angeführt wurde, entspricht in auffallender Weise einer, die ich früher für Moose und Farne nachzuweisen versucht habe*); sie besteht nämlich ebenfalls in drei Abteilungen; erste: verzweigte cylindrische Fäden (den cylindrischen Opuntien entsprechend) — Moosprotonema, Prothallium einiger Tricho-

*) Morphologische und biologische Studien, Annales du jardin botanique de Buitenzorg Vol. VII.

manes-Arten; zweite: Auftreten von Flächen an cylindrischen Hauptachsen (Opuntia brasiliensis entsprechend), Flächen entstanden durch Verbreiterung der Fäden — Protonema von Tetraphis, Prothallien von Trichomanes-Arten; dritte: Hauptachse selbst abgeflacht (den flachstengeligen Opuntien entsprechend) — Sphagnum-Protonema, Prothallium von Hymenophyllum. Indem ich bezüglich dieser Verhältnisse auf meine angeführte Abhandlung verweise, will ich von den Opuntien hier nur noch anführen, dass es auch Arten gibt, welche Übergänge zwischen cylindrischen und Flachsprossen zeigen, z. B. Op. pes corvi, wo die meisten Glieder flach sind, gelegentlich aber auch cylindrische auftreten. Namentlich zeigt sich das letztere in auffallender Weise bei Stecklingen: bei denselben entsprang aus einem abgeflachten Sprosse ein cylindrischer. Wie unten nachzuweisen sein wird, sind Flachsprosse bei den Kakteen auf zweierlei Weise zustande gekommen: einmal durch einfache Abflachung eines — demnach noch allseitig mit Blattanlagen besetzten — Sprosses, wie bei den Opuntien, und dann dadurch, dass ein kantiger resp. geflügelter Spross alle seine Kanten verliert, bis auf zwei.

Gingen wir bei den Peireskien und Opuntien von Pflanzen aus, welche noch — wenigstens bei manchen Formen — wohlentwickelte Blätter besitzen, so können wir an dieselben hier weiter anschliessen solche Kakteen, welche scheinbar Blätter besitzen, Organe, welchen die Funktion und vielfach in höchst auffallender Weise auch die Form von Blättern zukommt, die aber auf ganz andere Weise zustandekommen. Es gehören hierher die Mamillarien (deren blattähnliche Organe z. B. De Candolle für wirkliche Blätter gehalten hat), einige Echinocacten, Anhalonien und Leuchtenbergia principis.

Die letztgenannte sei hier zunächst erwähnt. Die aus Mexiko,*) dem leider höchst unvollständig durchforschten Vaterlande so vieler interessanter Kakteen stammende Pflanze, zählt zu den eigentümlichsten Kakteenformen (vgl. das verkl. Habitusbild Taf. II Fig. 1). Auf einem kurzen, cylindrischen, mit unregelmässigen Narben resp. Resten besetzten Stamme sitzen dichtgedrängt eine Anzahl fleischiger, 10—12 Centimeter langer, dreikantiger „Blätter“, welche auf ihrem Gipfel eine Anzahl langer, trockenhäutiger Borsten tragen. Bezüglich ihrer systematischen Stellung unter den Kakteen ist die Pflanze,

*) Angeblich soll Leuchtenbergia auf moorigem Boden zwischen hohem Grase wachsen.

welche in Kultur schlecht wächst, und selten blüht, ungenügend bekannt. Während meist gesagt wird, dass die Blüten in den Achseln der „Blätter“ stehen, gibt Labouret an, dass er auf der Spitze der „Blätter“ Blüten beobachtet habe, und dass diese Angabe, die sehr angezweifelt worden ist, einen thatsächlichen Untergrund hat, zeigt eine mir von Herrn Professor Stahl freundlichst mitgeteilte Photographie einer im botanischen Garten zu Jena in Blüte gekommene Leuchtenbergia, welche die Blüte (die in der Abbildung einer Echinocactusblüte gleicht) auf der Spitze eines „Blattes trägt“. Eine genauere Untersuchung der Blütenbildung und Keimung wäre wünschenswert. Für uns kommt hier indes nur der vegetative Habitus in betracht, und dieser stimmt überein z. B. mit dem einer kleinen Aloë. Eine entwickelungsgeschichtliche Untersuchung an so seltenem und kostspieligem Material war nicht ausführbar. Aber es kann keinem Zweifel unterliegen, dass die „Blätter“ hier dieselben Organe sind, wie die „Mamillen“ der Mamillarien. Auch diese erreichen bei einigen Arten die Länge von einigen Centimetern, z. B. bei Mam. longimamma, tragen auf ihrer Spitze ein Dornenbüschel, und vertrocknen und verschrumpfen an den älteren Stammteilen, so dass unten der Stamm cylindrisch wird. (Ob etwa, was man nach den Ausdrücken einiger Diagnosen von Leuchtenbergia annehmen könnte, ein Abwerfen der „Blätter“ bei ihr stattfindet, muss ich dahingestellt sein lassen. Ich habe nichts derartiges beobachtet.) Diese „Mamillen“ hat A. P. De Candolle, wie oben erwähnt, für Blätter gehalten, ebenso Labouret, andere für „Blattkissen“. Die richtige Auffassung kann natürlich nur die Entwickelungsgeschichte und der Vergleich mit anderen Formen geben. Erstere zeigt uns, dass die Vorgänge, welche am Vegetationspunkte sich abspielen, bei allen Kakteen, so verschieden auch ihre äussere Form sein mag, doch im wesentlichen gleich sind, die Verschiedenheiten, welche sich finden, beruhen auf dem Grade der Ausbildung, welchen die am Vegetationspunkte angelegten Organe erfahren, und auf der Verteilung des Wachstums bei dem Übergang vom embryonalen (Vegetationspunkt-) Stadium in das der definitiven Ausbildung.

Gehen wir aus von Cereus, so ist zu bemerken, dass am Vegetationspunkte die Blattanlagen ausserordentlich leicht nachzuweisen sind, sie verkümmern hier zu kleinen, mit blossem Auge eben noch wahrnehmbaren Schuppen. Jedes der Blätter (*b*) trägt nun in seiner Achsel die Anlage eines Achselsprosses (*A*). Allein von diesen An-

lagen werden die allerwenigsten zu Zweigen oder Blüten. Die meisten bringen nur einige Dornen hervor (welche, wie oben bemerkt, als verkümmerte Blätter zu betrachten sind) und stellen dann ihr Wachstum ein. Die Entstehungsfolge dieser Dornen ist ebenfalls charakteristisch, die ersten bilden sich nämlich immer auf der dem Tragblatt zugekehrten Seite des Achselspross-Vegetationspunktes (Fig. 39 *s*). Ausserdem entstehen aus diesem noch Haare, und zwar zunächst in zwei dichten Büscheln rechts und links vom Tragblatte, auf weitere Einzelnheiten sei hier nicht eingegangen.

Dagegen ist, weil für das Verständnis des Folgenden wichtig, hier hervorzuheben, dass bei Cereus wie bei den anderen untersuchten Kakteen der Vegetationspunkt des Achselsprosses auf der Basis des Tragblattes (*b*) liegt. Die „Mamillen" der Mamillarien, mancher Opuntien, der Anhalonien etc. kommen nämlich dadurch zustande, dass der Teil des Blattes, welcher die Achselsprossanlage trägt, mitsamt der letzteren (die mit ihm ja von vornherein verbunden ist) stark wächst und so einen Vorsprung bildet, welcher nicht ein einfaches „Blattkissen" ist, sondern ein Organ, zusammengesetzt aus folgenden Teilen: 1) dem untern, stark herangewachsenen Teil eines Blattes, also, wenn man will, einem „Blattkissen"; 2) dem Achselspross, welcher, mit dem obern Teile des Blattkissens seiner ganzen Länge nach vereinigt, demselben, nach dem oberflächlichen Sprachgebrauche der alten Morphologie, „angewachsen" ist.

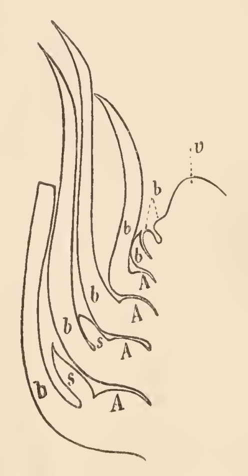


Fig. 39. Cereus grandiflorus. Längsschnitt durch einen Sprossvegetationspunkt. *v* Vegetationspunkt, *b* Blätter, *A* Anlage des Achselsprosses, *s* Stacheln.

Sehr deutlich ist dies schon bei Opuntia. In dem Längsschnitt (Fig. 40) sind drei Blattanlagen getroffen, von denen die oberste noch keine Achselsprossanlage trägt. An der des zweiten Blattes ist eine Dornanlage sichtbar, an der des dritten zwei. An letzterer ist nun auch besonders auffallend, dass der obere Teil des Blattes von dem untern, welcher den Achselspross trägt, durch eine Einschnürung getrennt ist. Der oberhalb der letztern liegende Teil der Blattanlage wird bald abgeworfen, es sind ja, wie oben geschildert wurde,

die Blattanlagen bei den Opuntien hinfälliger Natur. Denken wir uns nun den oberhalb der Gliederung liegenden Teil des Blattes von Opuntia verschwindend klein, und die Blattanlage selbst von Anfang an so reduziert, dass sie nur bei genauer Untersuchung zu erkennen ist, so erhalten wir im wesentlichen die Entstehung der „Mamillen". Ein Längsschnitt wird dies am besten erläutern. In Fig. 41 ist *v* der sanftgewölbte Vegetationspunkt der ganzen Pflanze. Ausserdem sind eine Anzahl verschieden alter Blattanlagen getroffen. Die jüngste



Fig. 40. Längsschnitt durch den Vegetationspunkt einer jungen Pflanze von Opuntia Ficus indica. *st* Dornen, *A* Vegetationspunkt des Achselsprosses.

derselben ist b_1. Sie lässt eine deutlich von ihr abgegliederte Achselsprossanlage noch nicht erkennen, wohl aber ist dies der Fall bei b_2. Nur nimmt die gewölbte Anlage des Achselspross-Vegetationspunktes *A* fast die ganze Höhe der Blattanlage ein, die freie Spitze der letzteren wächst nämlich nicht mehr weiter. Dagegen wächst der Teil, welcher die Achselsprossanlage trägt, mitsamt der letzteren weiter, und aus dem vereinigten Wachstum dieser beiden Gebilde geht die „Mamille" hervor. In dem Blatte b_3 ist der schraffierte Teil der jetzt schon deutlich erkennbaren Mamille diejenige Partie des Achselsprosses, welche in Dauergewebe übergegangen ist und

sich zu Assimilationsparenchym ausbildet. Der auf den Höcker emporgehobene Teil des Achselspross-Vegetationspunktes bildet eine Anzahl Dornen *s*, *s* (ein Stachelbüschel), und zwar entstehen dieselben ganz wie bei anderen Kakteen in absteigender Reihenfolge, zwischen ihnen bilden sich eine Menge Haare. Der freie Teil der Blattanlage entschwindet später ganz der Beobachtung und wird mit in die Bildung des Ringwalles hineingezogen, welcher das Stachelbüschel später umgibt. In den Achseln der Mamillen 3 und 4 hat sich eine, zu einer Blüte oder einem Achselspross werdende Anlage gebildet (a_3, a_4). Ob man dieselbe — was nach dem unten Anzuführenden das Nächst-

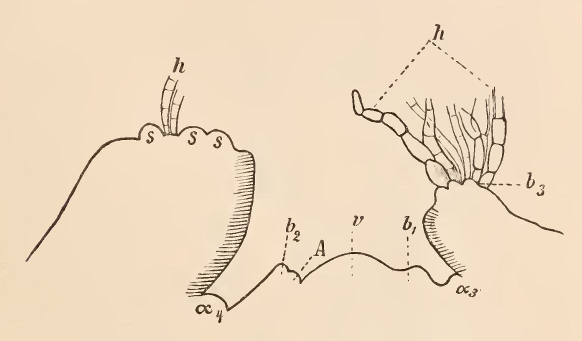


Fig. 41. Mamillaria gracilis. Längsschnitt durch den Vegetationspunkt. Erklärung im Text.

liegende ist — als ein Stück des ursprünglichen Achselspross-Vegetationspunktes oder als eine Neubildung ansehen will, das scheint mir zunächst von wenig Belang, weshalb hier auch nicht näher darauf eingegangen werden soll.

Die Wachstumsvorgänge, welche zur Bildung der Mamille führen, sind also nicht ganz einfach. Vergleichen wir damit einen rippenbildenden Kaktus, z. B. Echinocereus, so finden wir, wie Fig. 42 zeigt, im wesentlichen ganz ähnliche Verhältnisse, nur dass die Blattanlagen noch deutlicher sind. Bei Echinocereus wird aber der emporgehobene Teil des Vegetationspunktes zur Dornenbildung nicht ganz verbraucht, der vorderste Teil desselben bei a_2 in Fig. 42 (durch ein Versehen des Xylographen ist der hier in der Zeichnung vorhandene kleine Höcker nicht wieder gegeben) kann eine Blüte oder einen Achselspross bilden; die Lage der Blüten ist hier also eine andre,

als bei den Mamillarien. Ohne auf morphologische Einzelnheiten hier eingehen zu wollen, möchte ich nur hervorheben, dass in dieser Beziehung, wie in anderen, die beiden Gattungen durch Übergänge verbunden sind. Einige Mamillaria-Arten, z. B. Mamillaria calcarea und parvimamma verhalten sich nämlich wie Echinocereus und Echinocactus, d. h. bringen auf der Spitze der Mamillen Seitensprosse resp. Blüten hervor und bei anderen, der Sektion Coryphantha angehörigen ist wenigstens die Trennung der beiden Vegetationspunkte einer Mamille (des stachelbildenden und des Achselsprosses der Mamille) keine scharfe, sie sind durch eine

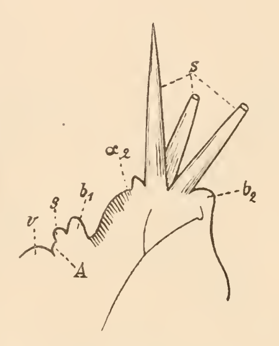


Fig. 42. Echinocereus caespitosus. Längsschnitt durch den Vegetationspunkt. Bedeutung der Buchstaben wie in Fig. 41.

Furche miteinander verbunden, so z. B. bei Mamillaria pycnacantha. Die oben angedeutete Anschauung, dass es sich bei der Mamillenbildung um eine Auseinanderziehung des Achselspross-Vegetationspunktes handle, dessen mittlerer Teil in Dauergewebe übergeht, während oben ein stachelbildender Vegetationspunkt, unten der des Achselsprosses zurückbleibt, scheint mir dadurch bestätigt zu werden, dass an einem jungen Exemplare*) von Mam. pycnacantha auf der Spitze der Mamillen direkt unterhalb des Stachelbüschels Seitensprosse entstehen, während später von dem Stachelbüschel zur Achsel der Mamille, in welcher die Blüte sich bildet, eine (in der Jugend

*) Mehr zu beobachten hatte ich keine Gelegenheit, indess zweifle ich nicht an der Allgemeinheit der Erscheinung.

mit Wollhaaren ausgekleidete) Furche führt. Auch Mam. macromeris zeigt lehrreiche Verhältnisse (vgl. Taf. I Fig. 6). Die Mamillen zeigen



Fig. 43. Echinocactus polycephalus. Stück einer vorspringenden Rippe. Nach Engelmann. Auch an der fertigen Rippe ist die Entstehung aus einzelnen Sprossungen noch erkennbar.

hier ebenfalls eine Furche, die aber nicht bis zum Grunde, sondern nur etwa zur Hälfte derselben geht; am untern Teile dieser Furche

liegt der Vegetationspunkt, welcher Achselsprosse resp. Blüten hervorbringt, am obern Ende der, welcher die Stacheln bildet. Beide sind hier nur durch eine kurze Strecke Dauergewebe getrennt. Dies Verhalten nähert sich sehr dem von Echinocactus, bei welchem eine räumliche Trennung des Vegetationspunktes nicht stattfindet, und ist um so beachtenswerter, als wir ganz Ähnliches auch bei einigen Echinocactus-Arten (E. Scheerii, brevihamatus) finden. Nun ist freilich nicht über allem Zweifel erhaben, dass Mam. macromeris wirklich eine Mamillaria, nicht ein Echinocactus ist, aber beide Gattungen sind so nahe verwandt, dass ohnedies die Grenze nicht leicht zu ziehen ist.[4])



Fig. 44. Anhalonium fissuratum. Nach Engelmann. Nat. Grösse.

Dass die oben angeführte Leuchtenbergia bezüglich der Entstehung ihrer „Blätter" mit den Mamillarien übereinstimmt, scheint mir auch ohne entwickelungsgeschichtliche Untersuchung — welche die Seltenheit und Kostbarkeit des Materials verbietet — zweifellos.

Nicht übergangen werden darf hier die merkwürdige Gattung Anhalonium, welche sich — wenigstens was die unten zu beschreibende Art betrifft — der als Untergattung „Coryphantha“ bezeichneten Abteilung von Mamillaria zunächst anschliesst. Anhalonium fissuratum sei hier als Beispiel angeführt. Die Pflanze wächst auf Kalkhügeln im südlichen Texas, abgesehen von ihrer grossen rübenförmigen „Wurzel“ gleicht sie im Habitus sehr manchen Aloë- (Haworthia-)Arten, z. B. Haworthia retusa. Sie besitzt nämlich eine Anzahl eigentümlich geformter „Blätter“, welche oben abgeflacht, aber nicht eben, sondern gefurcht sind, eine Eigentümlichkeit, welche natürlich zur Oberflächenvergrösserung bedeutend beiträgt. Am auffallendsten ist eine in der Mitte des Blattes verlaufende Furche, welche aber nur den obern abgeflachten Teil durchzieht, also nicht bis an die Basis geht, sondern nur bis zu der Stelle, wo der flache Teil des Blattes sich an den untern, gewölbten ansetzt. In der Jugend ist diese Furche dicht mit borstigen Haaren erfüllt (sie entspricht der oben, für einige Mamillarien geschilderten), an ihrem untern Ende entspringt die Blüte, wo eine solche vorhanden ist. Wie ersichtlich, fehlt hier an der Spitze das für die Mamillaria-Mamillen charakteristische Stachelbüschel. Da nun die Entwickelungsgeschichte für die „Blätter“ von Anhalonium ergab, dass Dornen zwar auch in verkümmertem Zustande hier nicht vorhanden sind, wohl aber die sonstige Entwickelung eine ganz übereinstimmende ist (Vorhandensein einer Blattanlage, Entstehung eines Achselsprosses und Emporheben desselben durch Streckung der basalen Partie etc.), so vermutete ich, dass das Fehlen der Dornen auf einer im Verlauf der Entwickelung eingetretenen Verkümmerung beruhe, die Keimpflanzen dieselben aber noch besitzen werden. Dies ist nun in der That auch bei den beiden daraufhin untersuchten Anhalonium-Arten (Anh. fissuratum und Anh. prismaticum) der Fall: die Keimpflanzen gleichen denen einer Mamillaria. Die sämtlichen mir bekannt gewordenen Kakteenkeimpflanzen stimmen darin mit denjenigen der sukkulenten Euphorbien überein, dass sie ihr hypokotyles (in Fig. 45 durch seine Form und den Mangel der Wurzelhaare leicht kenntliches) Glied fleischig anschwellen lassen, und dies ist im allgemeinen um so stärker der Fall, je kleiner die Kotyledonen sind. Während diese bei manchen Cereus-, Phyllocactus- und den Opuntia-Arten wohlentwickelt und fleischig sind, sind sie bei Mamillaria schon im Samen klein und erfahren bei der Keimung nur noch ein geringes Wachs-

tum. Gekreuzt mit ihnen treten die ersten beiden Stachelbüschel auf, denen die anderen folgen, ohne dass bei diesen Keimpflanzen von Blattrudimenten irgend etwas nachzuweisen wäre. Ganz ähnlich verhält sich Anhalonium*) (vgl. Taf. II Fig. 7), auch hier entstehen mit den Kotyledonen gekreuzt zunächst zwei dornentragende Mamillen. Die Dornen sind allerdings wenig entwickelt, klein und weich. Allein dies ist aus zwei Gründen nicht zu verwundern. Einmal sind die Dornen hier überhaupt rudimentäre Organe, und zweitens sind auch bei den Mamillarien, wo dies nicht der Fall ist, die Dornen der ersten Mamillen kleiner, weicher und weniger zahlreich, als die der folgenden. Jedenfalls berechtigen uns die oben angeführten Thatsachen zu dem Schlusse, dass Anhalonium fissuratum u. a. abstammen von einer Form, welche wie Mamillaria auf der Spitze der Mamillen Dornen besass.

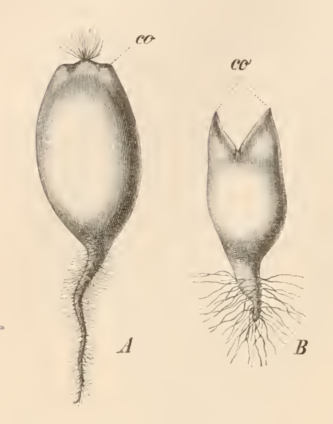


Fig. 45. Keimpflanzen (vergrössert). *A* von Mamillaria latimamma, *B* von Pfeiffera cereiformis.

Dieser Schluss ist um so berechtigter, als es in der That einige, wie es scheint sehr seltene, und aus den europäischen Sammlungen längst wieder verschwundene Anhalonien gibt, deren Mamillen wie die der Mamillarien an der Spitze ein Stachelpolster tragen, so Anhalonium elongatum S. mit kleinem, und Anhalonium areolosum Lem. mit grossem Stachelpolster. Auf den merkwürdigen harten Wachsüberzug, mit welchem die Oberfläche von Anhalonium bedeckt ist, wurde oben schon aufmerksam gemacht. Welche Verschiedenheiten innerhalb einer und derselben Gattung vorkommen können, das zeigt der Vergleich der soeben geschilderten Pflanze mit Anha-


Fig. 46. Echinocactus aulacoganus. Keimpflanze von oben gesehen, die kleinen Kotyledonen sitzen auf dem angeschwollenen hypokotylen Glied.

*) Die Kotyledonen sind an der abgebildeten Keimpflanze nicht mehr wahrnehmbar. Bei einigen Kakteen lassen sie sich anfangs noch deutlich erkennen, lassen sich aber, wenn die fleischige Stammknospe zwischen ihnen hervortritt, nicht mehr wahrnehmen.

lonium Williamsi*), einer Art, bei welcher die Verringerung der transpirierenden und assimilierenden Oberfläche eine sehr starke ist, ganz im Gegensatz zu Anhalonium fissuratum. Die Pflanze trägt nämlich auf einer rübenförmigen „Wurzel“ (der obere Teil derselben gehört sicherlich dem Stamme an) eine, fast ebene, durch sieben bis acht seichte Furchen in kaum hervortretende Rippen geteilte Oberfläche, man erhält diese Rippen, indem man sich die Mamillen von Anh. fissuratum äusserst abgeflacht denkt, so dass kaum Zwischenlinien zwischen denselben bemerkbar sind. Leider habe ich die Keimungsgeschichte dieser Art nicht verfolgen können, vermutlich treten bei den Keimpflanzen die Mamillen noch deutlich hervor. Übrigens zeigt die Entwickelungsgeschichte, dass die Mamillen auch bei älteren Pflanzen am Vegetationspunkte gesondert angelegt werden. Der Vegetationspunkt der Mamillen wird schon früh auf die Spitze verschoben und von einem Ring von dichtgedrängten Haaren umgeben**) (welche den bei Anh. fissuratum in der Furche stehenden entsprechen), den man auch später noch als einen weissen wolligen Schopf, aus dem die Blüte hervorkommt, wahrnehmen kann. Es ist dies also eine recht abweichende Art, auch der merkwürdige Wachspanzer von Anh. fissuratum fehlt ihr. Anh. Williamsi leitet uns über zur Besprechung derjenigen Kakteen, bei welchen die Oberflächenvergrösserung durch Bildung von (oft weit vorspringenden) Rippen geschieht, wie dies bei vielen Cereus-, Echinopsis-, Echinocactus-, Melocactus-Arten u. a. der Fall ist. Ich will zunächst Echinocactus besprechen, und versuchen nachzuweisen, dass die Rippen aus Verschmelzung reihenweise übereinandergestellter Mamillen entstehen. Die Begründung für diese Behauptung***) wird geliefert durch folgende Thatsachen: 1) das Vorhandensein einer Anzahl von Echinocactus-Arten, welche während ihres ganzen Lebens Mamillaria gleichen, d. h. einzelne, meist senkrecht übereinanderstehende Mamillen tragen, 2) die Keimung kantenbesitzender Arten, 3) die Entwickelungsgeschichte. Es gibt also zunächst eine kleine Anzahl Mamillaria

---

*) Dieselbe wird vielfach noch zu Echinocactus gestellt. Da aber die Blüten aussen keine Schuppen haben (Engelmann a. a. O., pag. 216), so ist diese Zusammenstellung unberechtigt.

**) Man vergleiche unten Beschreibung und Abbildung der Entstehung der Mamillen in den „Cephalien“ von Melocactus.

***) Dieselbe ist sehr alt. Schon De Candolle gelangte durch Vergleichung des monströsen Cereus peruvianus zu dieser Anschauung.

ähnlicher Echinocacten, welche Salm als „Theloïdei“ bezeichnet hat. Diese stehen den Mamillarien, welche mit der oben erwähnten Mam. macromeris übereinstimmen, sehr nahe; namentlich gilt dies z. B. für Echinoc. brevihamatus, wo auch die Stellung der Blüten dieselbe ist, wie bei Mam. macromeris, d. h. die dornentragende Zene von der Blüte räumlich getrennt, aber mit ihr durch eine haartragende Furche verbunden sind. Bei den anderen Echinocactus-Arten findet

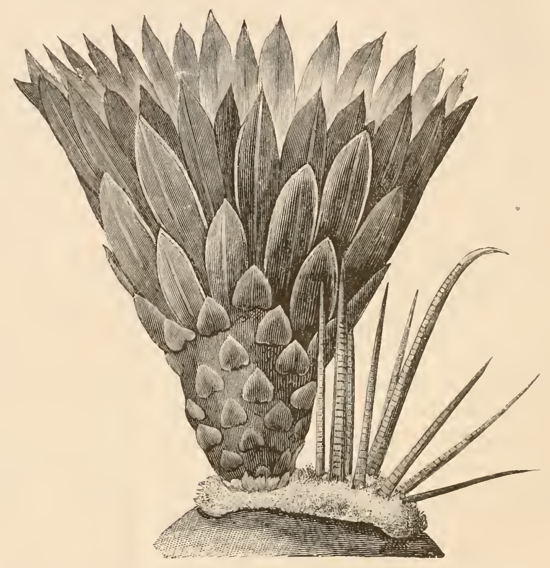


Fig. 47. Echinocactus Emoryi. Blüte und Stachelpolster. Nach Engelmann.

eine solche Auseinanderziehung des Vegetationspunktes nicht statt, hier steht die Blüte unmittelbar oberhalb des „Stachelpolsters“ (Fig. 47).

Ferner ist, wie erwähnt, die Keimungsgeschichte in Betracht zu ziehen. Die Keimpflanzen von Echin. phyllacanthus sind zunächst mit einzelnen „Mamillen“ versehen, also Mamillaria ähnlich. Allmählich, weiter nach oben, werden die Mamillen weniger abgerundet, schärfer, und verschmelzen miteinander zu Kanten, und Ähnliches ist auch bei Keimpflanzen anderer Echinocactus-Arten zu beobachten.

Die Entwickelungsgeschichte zeigt, dass am Vegetationspunkte der kantenbesitzenden Pflanze sich ein Vorgang abspielt, der ganz dem entspricht, welchen wir bei der Keimpflanze von Echin. phyllacanthus u. a. allmählich eintreten sehen. Es werden nämlich am Vegetationspunkte zunächst gesonderte „Mamillen“ angelegt, welche dann reihenweise miteinander verschmelzen, und zwar geht dies schon sehr frühe vor sich. In Fig. 42 ist abgebildet ein Längsschnitt durch den Vegetationspunkt von Echinoc. caespitosus. Zwei Mamillen sind getroffen, welche von einander noch durch ein tiefes Thal getrennt sind. Der freie Teil der Blattanlage (*b*) ist hier deutlicher, als bei Mamillaria, namentlich am jüngsten Blatte, welches eine Achselsprossanlage (*A*) trägt, welche einen, dem Blatte zugekehrten Dorn (*S*) gebildet hat. Der untere Teil des Vegetationspunktes des Achselsprosses geht später in Dauergewebe über, der obere Teil bildet zunächst die Dornen, und stellt dann entweder sein Wachstum vollständig ein oder wird zur Bildung einer Blüte oder eines Seitensprosses aufgebraucht. Die Thäler zwischen den Mamillen aber werden durch Wachstum des darunterliegenden Gewebes ausgefüllt, man kann sie aber auf den Rippen vieler Echinocactus-Arten auch im fertigen Zustande noch erkennen; der ursprünglich freie Teil der Blattanlage (*b*) wird durch die Wachstumsverschiebungen bald unkenntlich. Es ist eine solche Rippe also eigentlich ein recht verwickelt gebautes Gebilde. Schon die einzelnen Mamillen, aus denen sie sich zusammensetzt, sind ja zusammengesetzte Bildungen. Die Zahl der Rippen ist bei den einzelnen Arten keine konstante. Sie steigt mit dem Erstarken der Pflanze und kann bei einer Schwächung derselben auch wieder sinken. So beginnt nach Zuccarini Echinoc. ingens mit 5 bis 6 Kanten und erlangt endlich über 30, bei Cereus anfractuosus soll die Kantenzahl sogar auf 50—60 steigen, während ich bei einem Exemplar von C. grandiflorus, welches an einen zu wenig beleuchteten Standort gebracht worden war, eine Verminderung der Kantenzahl von 6 auf 4 beobachtete.

Es liegen keine zwingenden Gründe für die Annahme vor, dass alle rippenbildenden Kakteen abstammen von Mamillen bildenden Formen. Denn die Bildung der Mamillen von Mamillaria ist, wie oben nachgewiesen wurde, nur eine Steigerung eines, allen Kakteen gemeinsamen Wachstumsvorganges. Dieser ist bei den Mamillarien nur ein besonders hervortretender und eigenartig ausgebildeter. Aber selbstverständlich kann ein Verschmelzen der im Vegetationspunkte

gesondert angelegten Sprossungen (Blatt und Achselspross) zu Rippen auch stattfinden, ohne dass die ersteren früher mamillenartig über die Stammoberfläche vorsprangen, und auch bei manchen Keimpflanzen, z. B. denen von Pilocereus Houlletianus, beginnt die Rippen-

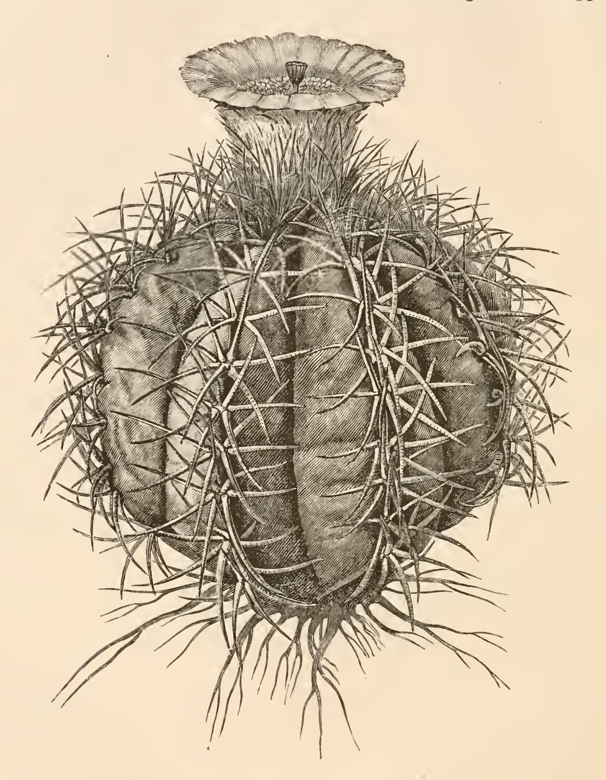


Fig. 48. Echinocactus horizontalonius. Nach Engelmann.

bildung sofort, die Vorgänge am Vegetationspunkte werden durch den Längsschnitt Fig. 49 erläutert. Andererseits aber ist es eine auffallende Thatsache, dass bei einigen hierhergehörigen rippenbildenden Pflanzen die blütenbildenden Sprossteile die Rippenbildung aufgeben und zur Mamillenbildung zurückkehren. Eine Andeutung davon finden

wir schon bei Echinocereus caespitosus. Die Echinocereusblüten besitzen eine mit Schuppen besetzte „Kelchröhre“. Bei der genannten Art tragen diese Schuppen ein Stachelbüschel auf ihrer Spitze (worauf schon Engelmann aufmerksam gemacht hat). Dasselbe steht, wie die Entwickelungsgeschichte zeigt, ursprünglich in ihrer Achsel, aber durch denselben Vorgang, wie er bei der Mamillenbildung sich

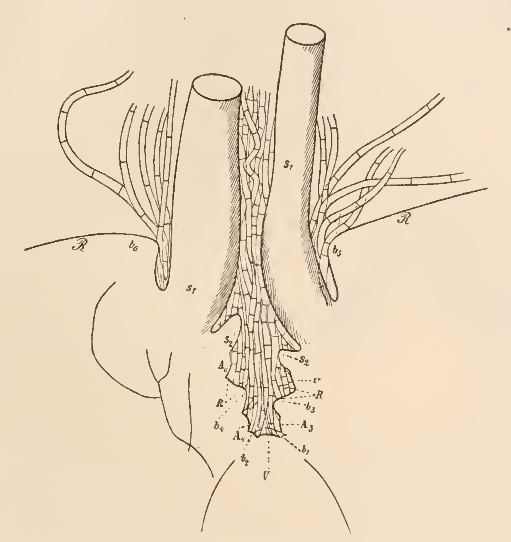


Fig. 49. Längsschnitt durch den Vegetationspunkt einer Keimpflanze von Pilocereus Houlletianus, vergr., zwei Rippen sind median getroffen, b_1, b_2, b_3, b_4, b_5, b_6 Blattanlagen, $A_3 — A_6$ deren Achselsprosse, *s* Dornen der letzteren, nach dem Alter beziffert, *R* Rücken der Blattanlagen, welcher emporgehoben wird.

findet, wird das Dornenbüschel emporgehoben. Treten hier also, an dem Sprosse, welchem der Fruchtknoten eingesenkt ist, Mamillen wieder hervor, so ist dies noch viel auffallender bei Pilocereus und Melocactus, wo, wie erwähnt, ganze blütentragende Sprossregionen zur Mamillenbildung zurückkehren.

Durch die Güte des Herrn Dr. Glaziou in Rio erhielt ich ausser anderen brasilianischen Kakteen auch Stücke eines Säulenkaktus, welche ihrem „Cephalium“ nach zu einem Pilocereus gehören. Diese Gattung ist dadurch ausgezeichnet, dass die blütentragende Stengel-

region in einen dichten Haarschopf eingehüllt ist. Diese Region befindet sich bei der in Rede stehenden Art nur auf einer Seite des Stengels, wie bei P. columna Trajani und lateribarbatus, von denen angegeben wird, das „Cephalium“ stehe stets auf der Nordseite des Stammes. Es wäre sehr von Interesse, zu erfahren, ob die eigentümliche hier auftretende Dorsiventralität in der That konstant zur Himmelsrichtung in Beziehung steht. Jedenfalls kann der Stamm nach Bildung des Cephaliums wieder vegetativ weiterwachsen, am längsten meiner Stücke fanden sich zwei, $^1/_2$ Meter voneinander (auf derselben Seite liegende) entfernte Cephalien vor, die Länge des einen, vollständig erhaltenen betrug 35 Centimeter, das andere war unten abgeschnitten, aber da es in diesem Zustande noch 23 Centimeter mass, wohl schwerlich kleiner gewesen. Die Blüten sind verborgen in dem dichten Filze langer, seidenglänzender Haare, aus denen die langen, strohgelben Dornen herausragen (Taf. III Fig. 1, wo viele der Dornen abgebrochen sind). An den Stellen nun, wo dies „Cephalium“ sich befindet (welches bei anderen Pilocereus-Arten ringsherum geht), ist die Rippenbildung aufgehoben und es tritt statt derselben eine Vereinzelung der stachel-, wolle- und blütentragenden Sprossanlagen ein, welche in Form rundlicher oder durch gegenseitigen Druck polygonaler, oben abgeflachter Mamillen erscheinen (Taf. III Fig. 2). Auf dem Gipfel derselben stehen die Blüten, unterhalb jedes der reihenförmig angeordneten flachen Höcker ein Wulst (vielleicht das ausnahmsweise vergrösserte Tragblatt(?). Diese Rückkehr von der Rippen- zur Mamillenbildung findet sich in auffallender Weise auch bei Melocactus. Die Keimpflanzen von M. communis stimmen im allgemeinen mit denen von Mamillaria überein, nur dass die Mamillen wenig hervortreten. Später verschmelzen dieselben zu Längsrippen, welche Reihen von Dornenbüscheln tragen. Weiterhin

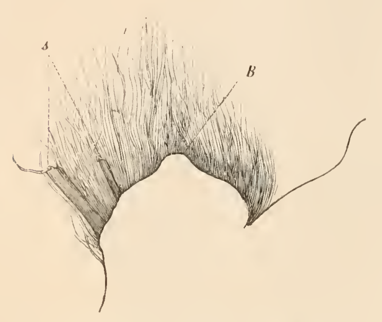


Fig. 50. Längsschnitt durch eine junge Mamille aus dem Cephalium von Melocactus (violaceus). Links einige Dornen (abgeschnitten) getroffen, *B* der zur Blüte werdende Vegetationspunkt, dicht von weissen Haaren umgeben.

aber, wenn die Pflanze in das blühbare Altersstadium tritt, ändert sich ihre Wachstumsweise, es bildet sich ein jahrelang fortwachsendes „Cephalium“. Ein älteres Cephalium ist ein, dem gerippten Melocactus aufgesetzter cylindrischer Körper, welcher die blütentragende Region der *Pflanze* darstellt, der Durchmesser dieses Cephaliums ist kleiner, als der des vegetativen Melocactuskörpers. Er ist dicht besetzt mit dichtgedrängten langen Haaren, zwischen denen eine freie Stammoberfläche gar nicht hervortritt, zwischen dem Haarpelz ragen die Dornen hervor, welche viel schmächtiger sind, als die der vegetativen Region. In dem blütentragenden Cephalium nun, und das ist für uns hier das Wesentliche, lösen sich die Rippen wieder auf in einzelne kleine, spiralig gestellte Mamillen. Diese sollen nach den bisherigen Angaben die Blüten, wie bei Mamillaria, in ihrer Achsel tragen. Bei dem Melocactus, welchen ich in zahlreichen Exemplaren der Güte des Herrn Dr. Glaziou verdanke (wahrscheinlich Meloc. violaceus Pfr. — wobei bemerkt sei, dass die in der Kakteen - Systematik herrschende Verwirrung bei Melocactus ganz besonders gross ist), ist dies nicht der Fall: die Blüten kommen, wie bei Echinocactus, auf der Spitze der Mamillen zum Vorschein. Die Mamillen selbst werden ganz ähnlich angelegt, wie bei Mamillaria, aber der blütenbildende Teil des Vegetationspunktes liegt hier, wie gesagt, oben. Die Figuren werden diesen Vorgang wohl ohne nähere Beschreibung erläutern können, zumal der freie Teil der Blattanlage hier viel grösser ist, als bei Mamillaria. Wenn also De Candolle einen blühenden Melocactus mit einer, auf einen Echinocactus gesetzten Mamillaria vergleicht, so ist zu bemerken, dass dieser geistreiche Vergleich in mehr als einem Punkte hinkt. Wie lange ein solches Cephalium fortwachsen kann, ist nicht bekannt. Eine Rückkehr zur Gestaltung des vegetativen Teiles der Pflanze findet normal nicht statt; unter den mir zu Gebote stehenden Exemplaren fanden sich aber mehrere, welche offenbar aus dem Cephalium infolge einer Verletzung des Scheitels derselben vegetative Seitensprosse getrieben hatten. Ein Exemplar besass vier derselben, von denen einer schon

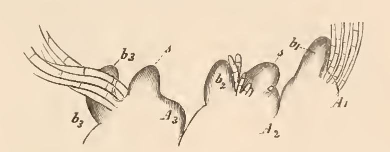


Fig. 51. Längsschnitt nahe dem Cephaliumvegetationspunkte von Melocactus violaceus. b_1, b_2, b_3 Blattanlagen, A_1, A_2, A_3 deren Achselsprosse, *s* Stacheln (Dornen welche an dem Achselsprossvegetationspunkt entstanden).

wieder zur Cephalienbildung sich anschickte. Bei einigen Echinocacten findet sich äusserlich ein Anklang an die Cephalienbildung insofern, als die blütentragende Scheitelregion mit dichter, später abfallender Wolle bedeckt ist. Hier sollte nur darauf hingewiesen werden, dass die Gestaltung, welche im Cephalium von Melocactus auftritt, der Rippenbildung gegenüber als die ursprünglichere zu betrachten ist, und dass sie in Verbindung mit der Blütenbildung wieder auftritt.

Auch die gerippten Kakteen aber, welche selbst nach dem Obigen in mehrfacher Weise als abgeleitete zu betrachten sind, sind zum Ausgangspunkte einer neuen Formenreihe geworden, der der Kakteen mit „geflügelten" Sprossen. Von den kantigen resp. gerippten Formen weichen nämlich die Phyllocactus-, Epiphyllum- und eine Anzahl Rhipsalis-Arten auffallend ab, sie besitzen Flachsprosse, welche aber von denen der Opuntien ihrer Entstehung nach verschieden sind. Dies spricht sich schon äusserlich dadurch aus, dass Blattrudimente und Stachelpolster (wo letztere überhaupt noch vorhanden sind, häufig sind sie hier verkümmert) nur auf den K a n t e n stehen. Es soll nun nachgewiesen werden, dass diese Flachsprosse aus kantigen, Cereus ähnlichen dadurch hervorgegangen sind, dass alle Kanten bis auf zwei verschwanden.

Fassen wir zunächst Phyllocactus ins Auge. Diese Gattung wurde durch Link von Cereus abgetrennt auf Grund ihrer vegetativen Gestaltung, ein Verfahren, welches durchaus unzulässig ist; in der Blütenbildung finden sich Cereus gegenüber keinerlei durchgreifende Unterschiede. Die Gattung kann höchstens als Untergattung von Cereus bestehen bleiben.[3]) Schon innerhalb der „kantigen" Cereus-Arten lassen sich nämlich Beispiele auffinden, in welchen eine Verminderung der Kantenzahl stattfindet, wobei sich offenbar einzelne Kanten auf Kosten der anderen vergrössern. Bei dem seiner prachtvollen Blüten wegen viel kultivierten Cereus speciosissimus z. B. beginnen die Sprosse gewöhnlich mit fünf schmalen Kanten, von denen weiter nach oben zwei (seltener nur eine) aufhören, so dass der Spross dreikantig wird. Dies ist von Anfang an der Fall bei den Sprossen von Cereus triangularis, einer kriechenden, epiphytisch lebenden, mit drei breiten Flügeln versehenen Form. Aber die Keimpflanzen haben noch vier Kanten, ähnlich wie die von Cereus grandiflorus (Taf. II Fig. 5). Bei letzterer Pflanze aber s t e i g t die Kantenzahl bei der Weiterentwickelung, bei C. triangularis s i n k t sie, aber die einzelnen Kanten ent-



Fig. 52. Cereus (Phyllocactus) phyllanthoïdes, etwas verkleinert, links die Fortsetzung des blühenden Sprosses, welche bei *a* abgeschnitten ist. M. G.

wickeln sich dafür um so stärker. Von Cereus triangularis ist nur noch ein kleiner Schritt zu Formen wie Phyllocactus. Die Verkümmerung der Kanten ist bei den verschiedenen Arten verschieden weit fortgeschritten, und es wird von biologischem Interesse sein, darzulegen, dass die Umbildung einer mehrkantigen in eine zweikantige Form bei manchen Arten noch im Verlauf der Einzelentwickelung der Sprosse erfolgt, während diese bei anderen von vornherein zweikantig sind, mit anderen Worten: wir haben, wie die vorstehenden und die nachfolgenden Erörterungen zeigen werden, allen Grund anzunehmen, dass „Phyllocactus“ abstammt von einem kantigen Cereus, aus demselben, und zwar aus einer kriechenden resp. kletternden Form durch Verschwinden aller Kanten bis auf zwei hervorgegangen ist. Dies ist eine Umbildung, welche jetzt noch bei manchen Formen im Verlaufe der Einzelentwickelung zu verfolgen ist, während bei anderen das „Cereus-Stadium“ der Entwickelung bis zum Verschwinden abgekürzt ist, so dass wir hier eine Reihe vor uns haben, wie sie klarer kaum denkbar ist.

Zunächst sei hier das Verhalten der Keimpflanzen hervorgehoben, dieselben lagen mir vor von Ph. latifrons, Ph. crenatus, Ph. Phyllanthus und Ph. stenopetalus; für die Richtigkeit dieser Benennungen vermag ich freilich — da die Samen von auswärts bezogen wurden und die Keimpflanzen das blühbare Alter noch lange nicht erreicht haben — keinerlei Gewähr zu übernehmen, um so weniger, als Kakteen bekanntlich zur Bastardbildung sehr geneigt sind. Indes fällt dieser Übelstand, wie aus dem Zusammenhang der Darstellung hervorgehen wird, hier wenig in das Gewicht.

Auf Taf. II ist in Fig. 6 eine junge Keimpflanze von Phyll. latifrons abgebildet, und zum Vergleich in Fig. 5 eine solche von Cereus grandiflorus: beide Keimpflanzen stimmen äusserlich fast vollständig überein. Sie sind beide vierkantig und mit Stachelbüscheln (Dornen) besetzt, welche den Flachsprossen älterer Ph. latifrons-Pflanzen ganz abgehen, sie sind eine Eigentümlichkeit der Jugendform, welche für die Abstammung der Pflanze ebenso charakteristisch ist, als die Kantenbildung. Neben vierkantigen treten auch fünfkantige Sprosse auf, und der Keimspross bildet, sich an seiner Basis verzweigend, zunächst wieder Sprosse, die ihm gleich sind, erst später treten Flachsprosse auf. Ganz ähnlich verhalten sich Ph. Phyllanthus und Ph. crenatus, von Ph. stenopetalus soll weiter unten die Rede sein. Was das Verhältnis der Sprosse an der erwachsenen

Pflanze anbelangt, so sei hier bemerkt, dass die Seitensprosse von Phyll. phyllanthoïdes an ihrer Basis die Schuppen nicht zweizeilig, sondern ringsum verteilt zeigen, was also dem Anfange eines mehrkantigen Sprosses entspricht.*) Ebenso ist es bei Ph. crenatus. Bei Phyllocactus latifrons Zucc. beginnen die an der Basis des Stockes oder an den (zuweilen entstehenden) aufrechten, dreikantigen Sprossen entspringenden Seitenzweige mit vierreihig gestellten Schuppen (was dem Anfang eines vierkantigen Zweiges entspricht), während die Seitenzweige der handbreiten, dem Boden aufliegenden Flachsprosse von Anfang an zweizeilig gestellte Schuppen haben. Hier haben wir also an ein und derselben Pflanze eine Verschiedenheit in der Umbildung der Sprosse; bei Ph. Hookeri und stenopetalus zeigten sich alle untersuchten Sprosse von Anfang an zweizeilig.

Dazu kommen nun noch „Rückschläge“, d. h. das Auftreten von solchen Sprossen an der erwachsenen Pflanze, welche der ursprünglichen Sprossform entsprechen. Rückschlagssprosse bei Kakteen wurden in der Einleitung geschildert für Cereus peruvianus monstruosus, wo das Auftreten derselben ganz besonders auffallend ist, ferner auch für andere Kakteenmissbildungen.

Ganz dasselbe wie bei Missbildungen tritt auch bei „normalen“ Formen auf, besonders häufig bei Phyll. phyllanthoïdes. Diese Art (vgl. die Abbildung Fig. 52) steht den kantigen Cereus-Arten auch in bezug auf Blütenbildung am nächsten, die „Kelchröhre“ ist hier nicht so lang, wie bei anderen Phyllocactus-Arten. Was in den Gärten unter dem Namen „Ph. phyllanthoïdes“ gezogen wird, ist aber gewöhnlich nicht die reine Art, sondern man trifft dieselbe sehr viel seltener, als die zahllosen Bastarde mit Cereus-Arten. Ich habe mich, um dem Einwand zu entgehen, dass die „Rückschlagsprosse“ nichts anderes seien, als ein, durch das von Cereus herstammende „Blut“ veranlasstes Auftreten der Sprossform eines der Eltern des Bastards, bemüht, eine „reine“, nicht bastardierte Pflanze aufzutreiben, und zu diesem Zwecke möglichst viele Exemplare der in meinem

*) Die Sprosse, welchen die Fruchtknoten eingesenkt sind, sind radiär, nicht selten zeigt die Frucht sogar Andeutung von Kantenbildung, so dass deutlich auch hier die oben für Pilocereus und Melocactus nachgewiesene Erscheinung hervortritt, wonach an den Sexualsprossen Eigentümlichkeiten hervortreten, welche bei den vegetativen nicht mehr oder nur andeutungsweise vorhanden sind.

Wohnorte fast in jedem Hause kultivierten Pflanze durchgemustert. Die Bastarde mit Cereus zeichnen sich gewöhnlich aus durch Auftreten dreikantiger Sprosse (von C. speciosissimus herrührend), leuchtendrote Blüten, Stachelbüschel in den Achseln der auf der „Kelchröhre“ stehenden Blättchen. Die Pflanze, von der Fig. 52 und 54 stammt, dagegen hatte die normale, blass-rosa Farbe der Blüten, und in den Achseln der Kelchröhrenblättchen keine Stachelbüschel. An später auftretenden Blüten fand sich freilich in einigen Fällen in den Achseln der untersten Kelchröhrenblättchen ein Stachel, aber ich kann das um so weniger für einen Beweis für fremdes Blut ansehen, als einer der besten Kakteenkenner, Pfeiffer, in einer vor mehr als 50 Jahren gezeichneten Abbildung von „Cereus phyllanthoïdes“ in den Achseln der untersten Kelchblätter ebenfalls Borsten zeichnet,*) zudem kommt auch noch das Verhalten von Ph. crenatus und den Rhipsalis-Arten, wo ein derartiger Bastardierungsverdacht nicht vorliegt, in betracht. An dem in Rede stehenden alten Phyllocactus-Exemplar traten Sprosse auf, welche mit den Keimsprossen ganz übereinstimmten, also fünf oder mehr Kanten und Stachelbüschel in den Achseln der Blattschuppen aufwiesen. Diese Rückschlagssprosse traten auf zuweilen als Fortsetzung von Flachsprossen, und zwar offenbar solcher, welche in ihrem Wachstum gehemmt waren (vgl. Fig. 54), häufiger entstehen diese Rückschlagssprosse an der Basis des Sprosssystems, und man sieht nicht selten einzelne in ihrem obern Teile durch Verlust aller Kanten bis auf zwei einander gegenüberliegende in Flachsprosse



Fig. 53. Cereus peruvianus. Monströses Exemplar, an welchem rechts unten ein normaler (Rückschlags-) Spross aufgetreten ist. (Stark verkl.)

*) Pfeiffer a. a. O. II. 17.

übergehen. Sprosse der letztern Art finden sich häufig bei Ph. crenatus, einer Art, welche der Bastardierung viel seltener unterworfen und daher viel leichter „rein" zu finden ist. Bei den übrigen Phyllocactus-Arten meiner Kulturen habe ich Rückschlagssprosse bis jetzt nicht beobachtet. —

Dass das Prinzip der Oberflächenverringerung bei den Phyllocacten wieder aufgegeben ist, bedarf keiner Erläuterung; wenn der populäre Sprachgebrauch sie als „Blattkaktus" bezeichnet, so hat er zwar nicht in morphologischem, wohl aber in biologischem Sinne recht. Demgemäss wachsen diese Pflanzen auch recht rasch, vorausgesetzt, dass sie einen guten, nahrhaften Boden haben, namentlich wenn sie ausgetopft werden. Ein ziemlich schwächliches Exemplar von Ph. latifrons machte, in einem Beete des Kakteenhauses ausgepflanzt, in einem Sommer mehrere, etwa 1 Meter lange, 8 Centimeter breite, dem Boden aufliegende Triebe, eine Samenpflanze von Ph. stenopetalus (ausgesäet im April) hatte in derselben Zeit dreissig Sprosse gebildet. Die meisten Phyllocacten sind Epiphyten, nur von Ph. latifrons gibt Karwinski an, dass die in den heissen Niederungen zwischen Veracruz und Cordoba einheimische Pflanze auf dem Boden wachse, und dass die handbreiten, flachen Sprosse sich auf die Felsen legen.

Bei einigen Phyllocacten ist auch unter den Flachsprossen wieder eine Arbeitsteilung eingetreten. Ph. Hookeri z. B. besitzt fusslange kriechende, wurzelnde, schmalgeflügelte Langtriebe, an denen dann breitgeflügelte kürzere Sprosse auftreten; einigermassen ähnlich verhält sich der (von Phyllocactus kaum zu trennende) Disisocactus biformis, welcher an manchen Sprossen den untern, stielförmigen Teil (der bei anderen Phyllocactus-Arten nur kurz ist) stark verlängert zeigt, an ihm sitzen kurzgestielte, wie Blätter aussehende Kurztriebe.

Fig.54. Cereus (Phyllocactus) phyllanthoïdes. Flachspross, welcher oben in einen Rückschlagsspross übergeht.

Es wird von Interesse sein, nachzuweisen, dass bei zwei anderen aber ebenfalls grösstenteils epiphytisch lebenden Kakteengattungen, teilweise ganz ähnliche Umbildungen vor sich gegangen sind, wie sie

oben für Phyllocactus nachzuweisen versucht wurden. Es sind dies die Gattungen Epiphyllum und Rhipsalis, erstere eine sehr einförmige, letztere eine recht vielgestaltige. Sie sei hier zunächst berücksichtigt.[2])

Eine Anzahl Rhipsalis-Arten gleicht äusserlich ganz Phyllocactus. So Rh. pachyptera, rhombea, Swartziana, crispa, andere haben cylindrische Stämme, wie Rh. funalis, conferta, platycarpa, Cassytha (vgl. Taf. IV Fig. 2), andere kantige, wie Rhipsalis pentagona (Taf. IV Fig. 4), und in besonders eigentümlicher Weise Rh. paradoxa, deren abwechselnd dreikantige Sprosse in einer Länge von mehreren Metern von den Baumästen herabhängen, auf denen die Pflanze wächst (Taf. I Fig. 5, der Spross links). Rh. micrantha mit einfach eckigem Stamm verbindet gewissermassen die Formen mit cylindrischem Vegetationskörper mit denen mit kantigem. Unter den Sprossen ist bei einigen Arten eine Arbeitsteilung eingetreten insofern, als eine Anzahl der Sprosse sich zu Kurztrieben, welche als Assimilationsorgane funktionieren, ausbilden. Dies ist am auffallendsten bei Rh. mesembryanthemoïdes (Taf. IV Fig. 7), welche schon oben erwähnt wurde. Ihrer Funktion entsprechend haben dieselben auch einen andern anatomischen Bau, als die Langtriebe, ähnlich wie dies z. B. auch bei den letzten, Blattfunktion ausübenden Zweigen der Schachtelhalme der Fall ist. Ein Zweig der genannten Rhipsalis-Art macht völlig den Eindruck eines mit fleischigen Blättern besetzten Sprosses. Ähnliche, aber minder scharf ausgesprochene Kurztriebbildung findet sich auch bei Rh. Saglionis, auch bei solchen mit Flachtrieben kommt ähnliches vor. Rh. pachyptera z. B., eine dieser Formen, besitzt zweierlei Triebe, lange, schmalgeflügelte (nicht selten auch dreikantige), und kürzere, viel breitere, welche oben auf den schmäleren sitzen. Erstere bilden also, obwohl sie auch an der Assimilation teilnehmen, doch hauptsächlich das Gerüst der ganzen Pflanze, dem die breiten, hauptsächlich assimilierenden Sprosse aufsitzen. Übrigens ist eine Grenze zwischen Lang- und Kurztrieben bei den Rhipsalis-Arten nicht zu ziehen, denn wie Irmisch*) angibt, sind z. B. bei Rh. Cassytha, welche keine ausgesprochenen Kurztriebe besitzt, viele der Seitensprosse nur vorübergehende Gebilde, nur dazu bestimmt, das Wachstum der bleibenden Sprossteile zu fördern, und diese zu befähigen, dass sie entweder selbst Blüten bringen, oder Sprosse resp.

*) Irmisch, Über die Keimpflanzen von Rhipsalis Cassytha und deren Weiterbildung, Botan. Zeit. 1876, pag. 193.

Sprossverbände treiben, welche das vermögen. Solche Erstarkungssprosse haben wir oben bei Opuntia brasiliensis (und auch Euphorbia caput Medusae) kennen gelernt, das bleibende Gerüste dieser raschwüchsigen Rhipsalis- und Phyllocactus-Arten wird von den unteren, verholzenden Teilen der Sprossverbände gebildet, während die letzten, äussersten Sprossordnungen nach bestimmter Zeit abgegliedert werden.

So mannigfaltig nun die äusseren Gestaltungsverhältnisse der Rhipsalis-Arten sind, so glaube ich doch nachweisen zu können, dass alle diese Formen (und ebenso die verwandte Gattung Lepismium) sich ableiten von einer gemeinschaftlichen Stammform, welche äusserlich der oben für Phyllocactus angenommenen gleicht. Damit soll nicht etwa eine systematische Verwandtschaft beider behauptet werden — diese könnte sich nur auf Grund der Blütenverhältnisse nachweisen lassen. Diese gemeinsame Ausgangsform ist die kantiger, denen kriechender Cereus-Arten ähnlicher Sprosse, welche in den Achseln rudimentärer Blätter Dornbüscheln tragen. Dieser Stammform stehen einige Arten noch ziemlich nahe, z. B. Rh. sarmentosa und Rh. pilosa, bei anderen tritt sie nur auf bei der Keimung, oder als Rückschlag, wobei bei einzelnen Arten nur im allerersten Keimstadium noch eine Andeutung des uns hier beschäftigenden Verhältnisses auftritt.

Gehen wir zunächst aus von der Art, deren Keimung am längsten bekannt ist, von Rhipsalis Cassytha, mit der sich Pfeiffer und Irmisch beschäftigt haben, deren Angaben ich bestätigt fand. Es wurde oben schon, bei Besprechung der Verbreitung der Kakteen, erwähnt, dass die Früchte von Rh. Cassytha weisse Beeren darstellen, welche, in einem klebrigen Fruchtfleisch eingebettet, eine Anzahl kleiner, etwa 1 Millimeter langer, $^1/_2$ Millimeter breiter Samen bergen. Es kann kaum einem Zweifel unterliegen, dass die Verbreitung der letzteren auf ganz ähnliche Weise erfolgt, wie die der Mistelsamen. Bekanntlich ist die Mistel ein Baumparasit, dessen Samen ebenfalls von klebrigem Fruchtfleisch umgeben sind (aus dem ja z. B. auch Vogelleim bereitet wird). Sie werden durch Vögel an die Baumrinde angeklebt. Ganz ähnlich muss Rh. Cassytha sich verhalten. Ich legte Samen auf Baumrinde, wo sie nach kurzer Zeit durch das klebrige Fruchtfleisch so angeheftet waren, dass auch ein starker Wasserstrahl sie nicht abwusch; die Keimpflanze bildet ein zunächst kurzes, aber mit zahlreichen, sehr langen Wurzelhaaren befestigtes Würzelchen, diese Wurzelhaare heften dann den Keimling an die Zweig-

oberfläche an. In Erde kultiviert, sind die Keimpflanzen recht unbehilflich, sie fallen leicht um, was ohne Zweifel von der geringen Länge der Hauptwurzel herrührt. Später verlängert sich dieselbe übrigens und kriecht auf der Zweigrinde.

Der Keimspross stimmt der Hauptsache nach ganz mit dem von Cereus grandiflorus und Phyllocactus überein (Taf. IV Fig. 3);*) er ist vierkantig und auf den Kanten mit Stachelbüscheln besetzt. Bemerkenswert ist dabei, dass die Blattrudimente, welche an den später erscheinenden Sprossen (welche, von Ausnahmen abgesehen, keine Stachelbüschel haben) deutlich als kleine Schuppen wahrnehmbar sind, bei den Keimpflanzen nur äusserst klein sind. Es besteht offenbar eine Beziehung zwischen Stachelpolster und Blattrudiment, je kleiner das letztere, desto grösser das erstere. Am Grunde des Keimsprosses treten ihm gleichgestaltete Verzweigungen auf, erst im dritten Jahre bildeten sich am Keimsprosse stielrunde Seitensprosse, wie sie für die erwachsene Pflanze charakteristisch sind, nur waren die Stachelbüschel noch deutlicher als dort, sie erscheinen als kleine Borstenbüschel, wie eine andre Art, Rh. Saglionis, sie zeitlebens besitzt. An den später auftretenden Sprossen von Rh. Cassytha fehlen die Stachelbüschel normal ganz.

Von anderen Rhipsalideen habe ich die Keimung untersucht bei Rh. funalis, floccosa, crispata, rhombea und pachyptera. Die beiden ersteren haben cylindrische, die drei letzten flache, phyllocactusartige Sprossglieder. Bei sämtlichen Arten beginnt die Keimung gleichmässig, d. h. so, wie bei Rh. Cassytha. Es treten zunächst zwei Stachelbüschel auf, welche zwischen den Keimblättern stehen, dann zwei über den letzteren, der Keimspross wird also vierkantig angelegt, jedes Stachelbüschel ist der Anfang einer Kante. Nun kommt es schon bei den cylindrischen Arten vor, dass bei manchen Keimlingen eine Kante fehlschlägt, d. h. eines der vier Stachelbüschel sich nicht in eine Kante fortsetzt, auch bei Lepismium ist dies der Fall. Diese Gattung besitzt zumeist dreiflügelige Sprosse (als „Rückschlag“ treten sowohl bei Lep. commune als Lep. Myosorus u. a. auch vier- und fünfkantige auf). Der Keimspross von Lep. commune beginnt mit vier Stachelbüscheln, von denen sich aber in dem in Taf. II Fig. 3 u. 4 von zwei Seiten dargestellten Exemplare nur drei in

*) Diese Figur stellt eine, einem Rindenstück angeheftete Kakteenkeimpflanze dar, welche ich von Fritz Müller erhielt. Sie gleicht im Habitus sehr denjenigen von Rhips. Cassytha.

Kanten fortsetzen. Die Sache ist hier nur deshalb etwas weniger deutlich, weil die Kanten etwas gedreht sind. Das Stachelbüschel, über welchem keine Kante sich entwickelt, ist das in Fig. 4 in der Mitte nach vorn stehende. Es kommen aber auch Keimpflanzen vor, bei denen über allen vier Stachelbüscheln Kanten stehen, und das Ausbleiben einer Kante über einem Stachelpolster beobachtete ich auch bei einer Keimpflanze von Cereus grandiflorus — Einzelheiten, welche ich hier nur deshalb anführe, um meine oben ausgesprochene Behauptung, jedes Stachelbüschel stelle eigentlich den Anfang einer Kante dar, zu begründen. Das Verhalten von Lepismium, bei welchem die Verkümmerung einer Kante bei den Keimsprossen frühe schon aufzutreten pflegt, leitet uns über zu dem von Rh. pachyptera u. a. Zunächst sei erwähnt, dass die mit Flachsprossen versehenen Rhipsalis-Arten sich, wie es scheint, bei der Keimung verschieden verhalten. Ich hatte von Rh. crispata nur eine Keimpflanze zur Verfügung, welche einen vierkantigen Keimspross besass, was keiner Erläuterung bedarf. Dagegen zeigte eine grössere Anzahl von Keimpflanzen von Rh. pachyptera (und ebenso die von Rh. rhombea) scheinbar von Anfang an den Keimspross als Flachspross ausgebildet. Bei genauerer Betrachtung aber zeigte sich zwischen den Kotyledonen auf jeder Seite des Keimsprosses ein Stachelbüschel, mit anderen Worten, der Keimspross war auch hier vierkantig angelegt, zwei Kanten aber (die mit den Keimblättern gekreuzten) entwickeln nur das erste Stachelpolster (aus welchem übrigens später die ersten Seitenprosse hervorgehen). Die Stachelbüschel waren auch hier am Keimspross deutlich entwickelt, ebenso wie bei anderen Rhipsalideen. Ganz ebenso wie Rh. pachyptera keimt Epiphyllum truncatum*) (Fig. 55), die bekannte, mit gegliederten Flachsprossen versehene, im Winter ihre schönen Blüten entfaltende Kaktee. Dieselbe gehört zwar nicht zu den Rhipsalideen, sondern zu Cereus, mag aber doch hier angeführt sein; gelegentlich treten übrigens an älteren Exemplaren dieser Pflanze, wie der Rh. pachyptera, dreiflügelige Sprosse auf.



Fig. 55. Epiphillum truncatum. Keimpflanze, vergr.

*) Ich bemerke, dass ich nur zwei Keimpflanzen untersuchen konnte.

Die zwischen den Kotyledonen stehenden Stachelbüschel sind hier, wie auch in der Figur ersichtlich ist, äusserst schwach entwickelt, und bei dem oben erwähnten Phylloc. stenopetalus (auch hier keimte von den ausgesäeten Samen leider nur ein einziger) sind sie gar nicht mehr sichtbar (Fig. 56). Dass hier aber wenigstens noch je eine Schuppe mit Anlage eines Achselsprosses vorhanden war, scheint daraus hervorzugehen, dass an diesen Stellen sich später Seitensprosse entwickelten. Zu diesen Keimungserscheinungen kommen nun ebenso wie bei Phyllocactus Rückschlagssprosse zum ursprünglichen Typus, welche oft recht fremdartig sich ausnehmen. Schon bei Keimpflanzen findet in einzelnen Fällen ein Schwanken statt zwischen der ursprünglichen und der spätern Sprossform. Dies zeigen in ausgezeichneter Weise Keimpflanzen einer (auf dieser Altersstufe noch nicht bestimmbaren) Epiphyllum-Art, welche ich mit anderen epiphytischen Kakteen von Dr. Fritz Müller in Blumenau erhielt. Es besitzt diese Pflanze kurze, flache, am Rande Stachelbüschel tragende, auseinander hervorsprossende Glieder (vgl. Taf. I Fig. 4). Sie entspringen einem Keimspross, welcher bei dem abgebildeten Exemplar drei Kanten zeigt, die vierte ist, wie bei Lepismium, nur durch ein Stachelbüschel angedeutet, die Kotyledonen sind nicht mehr vorhanden. An den Keimspross reiht sich der fünfkantige Spross D, diesem entspringt links ein ebenfalls fünfkantiger (D), rechts ein Seitenzweig (F), der sich in Flachsprosse fortsetzt; am obern Ende eines flachen Gliedes erscheint nochmals eine unvollständig ausgebildete Kante (K), welche auch auf der andern Seite des Flachsprosses hervortritt. Das Endglied ist ganz flach. E ist vierkantig, darauf ein dreikantiges Sprossglied (die eine Kante in der Figur ist, weil nach unten gekehrt, nicht sichtbar), dann lauter Flachsprosse. B fünfkantig, C oben mit kleiner, halber dritter Kante, Endglied flach. So findet hier also noch ein Schwanken zwischen den beiden Sprossformen statt, welches später wohl zu Gunsten der Flachsprosse aufhört.



Fig. 56. Phyllocactus stenopetalus. Oberer Teil einer Keimpflanze, etwas verkleinert.

Dass bei Rhipsalis-Arten zuweilen eigenartig abweichende Sprosse auftreten, ist schon lange bekannt. Schon Pfeiffer*) sagt von Rh. salicornoïdes: „Am untern Teile erscheinen oft Glieder, welche ohne Stiel, von gleichmässiger Dicke, gewunden fünf- bis sechskantig, auf

*) Pfeiffer, Beschreibung und Synonymik der in deutschen Gärten lebend vorkommenden Kakteen, pag. 154 u. 156.

den Kanten mit kleinen Borstenbüscheln besetzt sind, und ganze Äste von dieser Beschaffenheit bilden, welche man früher oft für eine ganz andre Art hielt.“ Derartige Sprosse habe auch ich bei derselben Rhipsalis-Art beobachtet (Taf. IV Fig. 6). Die Rückschlagssprosse erschienen am untern Teile einer alten Pflanze, und weichen von derselben um so mehr ab, als die normalen Sprossglieder dieser Art an ihrem untern Ende stielartig verschmälert sind und keine sichtbaren Stachelbüschel tragen, zum Vergleich ist in Taf. IV Fig 5 ein „normales“ Sprossstück mit abgebildet. Der Rückschlagsspross ging in dem in Rede stehenden Falle an seiner Spitze wieder in einen normalen über, während in anderen Fällen auch ganze, aus solchen Rückschlagssprossen bestehende Verzweigungssysteme sich entwickeln.

Auch für Rh. paradoxa hat schon Pfeiffer (a. a. O. pag. 154 unter Lepism. paradoxum) kurz angegeben: „Ausser dieser ausgebildeten Form finden sich auch einzelne viel dünnere, unterbrochen fünfkantige, viel stärker behaarte Glieder.“ Diese weichen von der Normalform bedeutend ab, denn diese hat lange, unterbrochen dreikantige Sprosse. Die Blätter stehen nämlich scheinbar in dreizähligen, alternierenden Quirlen, und von jedem der schuppenförmigen Blätter verläuft eine Stengelkante, welche im nächstuntern und obern Internodium auf eine Fläche trifft (vgl. den Spross links Taf. I Fig. 5). An diesen dreikantigen Sprossen sind Stachelbüschel nicht sichtbar. In dem Taf. I Fig. 5 abgebildeten Falle entspringt an einem „normalen“ Spross ein Rückschlagsspross, welcher fünfkantig und mit Stachelbüscheln versehen ist. Dass dies in der That ein Rückschlag, wenigstens ein Rückschlag zur Gestalt der Keimsprosse ist, geht aus jungen Pflanzen dieser Rhipsalis-Art hervor, welche ich Fritz Müller verdanke. Dieselben besassen vier- und fünfkantige, mit Stachelbüscheln versehene Sprosse, aus einem vierkantigen ging oben (nach einer Einschnürung) unvermittelt ein unterbrochen dreikantiger Spross hervor, also die Form, welche für Rh. paradoxa charakteristisch ist.

Übrigens kann man aus den Keimsprossen die späteren auch dadurch ableiten, dass man sich an einem fünfkantigen Spross eine sechste Kante auftreten denkt, und dann die Blätter zu dreien auseinanderrücken lässt. Dass die oben beschriebenen Sprosse Rückschlagssprosse sind, dürfte nachgewiesen sein. Es würde zwecklos sein, hier noch auf mehr Einzelheiten einzugehen; speziell die Frage, ob die zweiflügeligen Rhipsalis-Arten zunächst von mehrkantigen oder mehrflügeligen (eine solche, freilich nicht sehr ausgesprochene Form

ist z. B. die fünfflügelige Rh. pentaptera, Taf. IV Fig. 4) sich ableiten, ist für die hier verfolgte Frage von keinem wesentlichen Interesse, da zwischen einfach kantigen und geflügelten Formen nach dem Obigen eine Grenze überhaupt nicht zu ziehen ist. Dass alle diese Formen auf eine gemeinsame Stammform zurückzuführen sind, glaube ich, soweit dies bei derartigen Fragen überhaupt möglich ist, nachgewiesen zu haben, und für die Keimpflanzen kommt hier besonders in betracht, dass Bastardierung bei den mit kleinen, ziemlich unscheinbaren Blüten versehenen Rhipsalis-Arten nicht (wie bei Phyllocactus) die Sicherheit der Folgerungen beeinträchtigt.

Überhaupt zeigt die obige Darlegung, dass die grosse Mannigfaltigkeit in der äussern Gestaltung der Kakteen sich zurückführen lässt auf wenige, ja man kann sagen eine einzige Grundform, aus welcher durch stärkeres Wachstum bestimmter Teile, Verkümmerung anderer, alles übrige sich ableiten lässt. Der Bau des Vegetationspunktes in seinen gröberen Verhältnissen ist bei allen Kakteen, soweit sie daraufhin untersucht wurden, ein übereinstimmender: überall (am wenigsten scharf bei Peireskia) finden wir einen auf das Tragblatt „verschobenen" Achselspross, der Dornen in charakteristischer Reihenfolge anlegt, falls sie nicht, wie dies bei einigen Formen geschieht, ganz verkümmern. Geschützt sind diese Vegetationspunkte namentlich durch reichliche Haarentwickelung, und zwar werden diese Haare zunächst in dichten Gruppen rechts und links vom Tragblatt angelegt. Dieser Schutz des Vegetationspunktes, sei es des Hauptoder eines Achselsprosses, wird vielfach noch durch weitere Einrichtungen verstärkt, namentlich häufig dadurch, dass er von älteren Teilen umwallt wird. Er liegt dann auf dem Grunde einer Vertiefung, und der Vegetationspunkt ist ferner noch dadurch geschützt, dass diese Vertiefung dicht mit Haaren ausgepolstert ist, zwischen welchen die Luft sehr fest haftet, so dass der Vegetationspunkt nach aussen gut abgeschlossen ist. Bei einigen Formen, wie z. B. Rhipsalis paradoxa ist die auf die Vegetationspunkte der Seitensprossanlagen zuführende Vertiefung ausserordentlich eng, bei den obersten Sprossanlagen wird sie ganz geschlossen (wie dies z. B. der in Fig. 57 abgebildete Längsschnitt zeigt), so dass der Achselspross bei seiner Entfaltung die ihn umgebende Garnlage durchbrechen muss; ein (bei Rh. Cassytha und Lepismium wiederkehrendes) Verhältnis, welches an dasjenige bei den ebenfalls nur mit verkümmerten Blättern versehenen Equiseten erinnert.

Die Haarbildung am Vegetationspunkte der Kakteen ist eine ganz allgemeine Erscheinung. Sie findet sich schon bei Peireskia, und wird, wie oben hervorgehoben, ungemein gesteigert namentlich in der blütentragenden Region mancher Formen. Soweit genauer darauf geachtet wurde, beginnt die Haarbildung stets rechts und links vom Tragblatte der Achselknospe, um später dann vielfach rings um dieselbe hervorzutreten. Und zwar entstehen die Haare, ehe der Vegetationspunkt die Stacheln hervorbringt. Auch bei der Haarbildung sehen wir also ebenfalls, wie bei der Mamillenbildung, dass sie der Anlage nach eine allen Kakteen gemeinsame ist, die

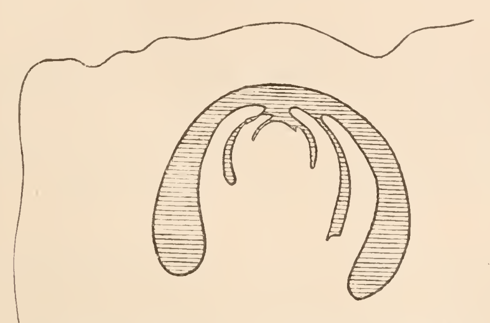


Fig. 57. Längsschnitt durch eine ruhende Sprossspitze von Rhipsalis paradoxa. Getroffen ist der Achselspross eines der drei an der Spitze stehenden Blätter, derselbe ist in das Gewebe versenkt.

aber bei einigen, namentlich in Verbindung mit der Blütenbildung, eine ganz besondere Steigerung erfährt.

Wir sind ausgegangen von der Thatsache, dass die Kakteen in ihren Stämmen, teilweise auch in ihren Blättern, Wasser speichern. Bei einigen Kakteen tritt dazu noch Wasserspeicherung in der Wurzel hinzu. Rübenförmige Wurzeln wurden oben erwähnt von Anhalonium, auch einige Mamillarien besitzen dieselben, ferner Cereus Greggii u. a., namentlich einige Opuntien, wie Op. macrorrhiza, Op. filipendula u. a. Besonders erwähnenswert ist Cereus (Echinocereus) tuberosus, der „rats-tail cactus". In der That verdient er diesen Namen mit Recht, der Stamm hat etwa die Dicke eines Rattenschwanzes (Taf. IV Fig. 7) und ist nur schwachkantig und mit sehr kleinen Stachelbüscheln besetzt. In einem derartigen Stamm kann natürlich nicht viel Wasser

aufgespeichert sein. Die Wasserbehälter sind hier gebildet durch knollig angeschwollene, von einer Korkhülle umgebene Wurzeln, deren weisslich-schleimiges Gewebe u. a. auch Stärke enthält, aber der Hauptsache nach offenbar als Wasserspeicher dient, und wir begreifen leicht, dass der Besitz dieser Knollenwurzeln der Pflanze trotz des geringen Wasservorrates in den Sprossen das Überstehen längerer Trockenperioden ermöglicht. Im übrigen will ich auf die Wurzelbildung der Kakteen hier nicht näher eingehen; dass das Wurzelsystem bei gesunden, ausgepflanzten Exemplaren keineswegs ein spärliches ist, wurde oben schon erwähnt. Hier sei nur noch darauf hingewiesen, dass die Wurzeln der kriechenden und kletternden Kakteen sich auszeichnen durch die Fähigkeit, der Austrocknung lange zu widerstehen. Wurzeln von Cereus speciosissimus, welche monatelang frei im Gewächshause gehangen hatten, erwiesen sich beim Einpflanzen noch als entwickelungsfähig, und dasselbe war der Fall mit den Wurzeln kletternder Cereen, welche ich aus Brasilien erhalten habe, während die Erdwurzeln anderer Kakteen derselben Sendung, z. B. der Melocacten, ganz abgestorben waren.

Eine eingehende Schilderung der sukkulenten Asklepiadeen würde, wenigstens nach dem mir zugänglichen Material, dem oben Geschilderten gegenüber etwas Neues kaum ergeben. Es sei hier deshalb nur ganz kurz darauf hingewiesen, dass in dieser Familie sowohl Blattsukkulenten (Hoya, Dischidia u. a.), als Stammsukkulenten (Stapelia etc.) vorkommen, Ceropegeia hat Formen, welche Stapelia gleichen, mit fleischigem Stamm und verkümmerten Blättern, andere, welche wohlentwickelte, fleischige Blätter besitzen (z. B. Ceropegeia Saundersi). Bei den Stapelien lässt sich insofern eine interessante Parallele mit den Euphorbien und Kakteen ziehen, als auch hier Formen mit Mamillen (Stapelia mamillaris) und solche mit Längsrippen (z. B. Stapelia grandis) sich finden, die langgestreckten, mit rudimentären Blattpaaren versehenen, kriechenden resp. kletternden Sprosse von Sarcostemma viminale erinnern einigermassen an den Habitus der Rhipsalis-Arten mit stielrunden Sprossen.

Anmerkungen.

1) Die obigen Mitteilungen über Kakteen beruhen auf ausgedehnten eigenen Untersuchungen. Von Litteratur sei hier folgendes angeführt:

Eine vorzügliche Arbeit ist die von Zuccarini; plantarum novarum vel minus cognitarum etc. fasciculus tertius, Cacteae, Abhandlung der Münchener Akademie math. phys. Klasse, Bd. II.

Engelmanns treffliche (hauptsächlich systematische), meist mit ausgezeichneten Abbildungen versehene Arbeiten über Kakteen sind neuerdings gesammelt zugänglich in Engelmann, Botanical works collected for Henry Shaw, edited by Will. Trelease and Asa Gray, Cambridge 1887.

Von Abhandlungen, welche einzelne Punkte der Kakteenmorphologie behandeln, nenne ich Delbrouck, Die Pflanzenstacheln in Hansteins botanische Abhandlungen, Bd. II (die denselben Gegenstand behandelnde Arbeit von Kauffmann blieb mir leider unzugänglich). Die thatsächlichen Angaben Delbroucks fand ich bestätigt, seine Auffassung derselben aber ist durch die Hansteinsche Morphologie getrübt, so sollen die Kakteenstacheln „phylloide Blasteme mit Beziehungen zu Trichomen und Thallomen“ sein, und die Mamillariahöcker etc. „Thallome“. Auch die Angaben über die Sprossbildung von Echinopsis und Echinocactus kann ich nicht bestätigen und die Angabe über Mamillaria multiceps ist mir sehr zweifelhaft.

Eine, in Ermangelung eines systematischen Werkes immerhin brauchbare, wissenschaftlich aber wertlose Kompilation über Kakteen ist: Försters Handbuch der Kakteenkunde, 2. Auflage, bearbeitet von Rümpler, Leipzig 1886.

2) Über Rhipsalis ist auch zu vergleichen: Voechting, Beiträge zur Morphologie und Anatomie der Rhipsalideen, Pringsheims Jahrb. IX, pag. 327.

Den in dieser, wesentlich histiologischen Untersuchungen gewidmeten Arbeit geäusserten Ansichten kann ich mehrfach nicht beitreten. So der pag. 343 geäusserten Hypothese: dass bei den Rhipsalideen nicht der Blattgrund, sondern die Lamina des Blattes selbst, oder doch der grössere Teil derselben mit dem Stamme verwachsen sei, und dass man das äusserlich vorragende Schüppchen nur als Blattspitze zu betrachten habe. Der Vergleich mit der Blattbildung bei den übrigen Kakteen zeigt sofort die Unhaltbarkeit dieser Anschauung. Dem Gefässbündelverlauf darf man bei Beurteilung morphologischer Fragen nur

eine ganz und gar untergeordnete Bedeutung zumessen. Vielmehr wird der Stamm der Kakteen, ebenso wie der der Coniferen von dem mit dem Stamm gemeinschaftlich wachsenden, und dementsprechend oft sehr in die Länge gezogenen Blattgrund der Blätter „berindet".

Ferner scheint es mir noch keineswegs ausgemacht, dass Pfeiffera cereiformis eine Rhipsalidee ist. Ich habe deshalb diese Pflanze, obwohl ich sie seit längerer Zeit kultiviere, oben übergangen; man könnte sie ebensogut zu Echinocereus ziehen, und Vöchting hätte erst nachzuweisen, was er voraussetzt dass Pfeiffera „den Anfang, die Einleitung zu den Rhipsalideen bilde"; denn die Blütenbildung zeigt von der der Rhipsalideen bekanntlich Unterschiede.

Wenn Vöchting ferner die schon von Pfeiffer*) kurz erwähnten Keimungserscheinungen der Rhipsalideen berücksichtigt hätte, so würde er wohl schwerlich von Rhipsalis paradoxa ausgehend die Verwandtschaftsreihen konstruiert haben.. Denn, wie ich oben nachgewiesen zu haben glaube, Rhips. paradoxa ist selbst wieder eine abgeleitete Form, und zwar eine derjenigen, welche der gemeinsamen kantigen Stammform am fernsten steht.

3) Die ursprüngliche Definition der Gattung Phyllocactus von Link (Handbuch II, pag. 10 u. 11) ist lediglich auf vegetative Merkmale begründet: „caulis aphyllus, rami primarii articulati compressissimi quasi alati, ultimi obsoleti in crenas abientes**), calix in phylla plura abiens, phyllis innatis" die Blüten von Cereus werden (ibid. p. 9) genau ebenso geschildert, vom Stengel heisst es: „caulis aphyllus elongatus, rami primarii articulati, ultimi in costas connati" (letzteres ist, wie oben gezeigt wurde unrichtig).

4) Echinocactus besitzt ein „beschupptes" Ovar, Mamillaria nicht, bei M. macromaris (vgl. die Abbildung bei Engelmann) aber sind einige Schuppen vorhanden. Nun scheint mir aber, wie ich in einer späteren Abhandlung über die Blütenbildung der Kakteen näher zu begründen denke, dass die Formen mit beschupptem Fruchtknoten die ursprünglichen sind, aus denen die mit unbeschupptem durch Verkümmerung der Schuppen hervorgingen, eine Reduktion der Schuppen lässt sich in verschiedenen Gattungen beobachten (auch bei Opuntia) und auch Echinocactus hat Arten (z. B. Echinoc. denudatus), bei welchen die Zahl der Schuppen eine sehr verringerte ist.

---

*) Über die Blüten einiger mexikanischen Echinocacten nebst Bemerkungen über die Keimung mehrerer Kakteen (Nova acta Leop. Carol. Vol. XIX., pag. I, 1837).

**) Das ist unrichtig, die Einbuchtungen am Rande sind nicht durch Vorspringen der randständigen Knospen, sondern des unterhalb derselben befindlichen Gewebes gebildet.

II.

ÜBER EINIGE EIGENTÜMLICHKEITEN DER SÜDASIATISCHEN STRANDVEGETATION.



I.

Wenn ich es versuche, einige biologische Eigentümlichkeiten der Strandvegetation des tropischen Asiens hier zu schildern, so sei zunächst bemerkt, dass diese Eigentümlichkeiten ohne Zweifel nicht auf die Strandvegetation der genannten Gegend beschränkt sind. Vielmehr zeigt die Vegetation des Meeresstrandes in allen Tropengegenden offenbar sehr viel Übereinstimmung, wenn auch die Arten, welche sie zusammensetzen, in den verschiedenen Zonen zum Teil verschiedene sind. Es wurde die Bezeichnung nur aus dem Grunde gewählt, weil die südasiatische Strandvegetation die einzige tropische ist, welche kennen zu lernen ich bis jetzt Gelegenheit hatte. Es sollen von derselben hier auch nur einzelne biologische Züge geschildert werden, namentlich solche, welche Pflanzen gemeinsam sind, welche im System verschiedenen Familien angehören, aber unter übereinstimmenden äusseren Bedingungen leben.

Die in Rede stehende Strandvegetation ist eine verschiedene, je nach der Uferbeschaffenheit. Würde man manchen populären Schilderungen Glauben schenken können, so wären allerdings alle tropischen Küsten umzogen von einem dichten Gürtel von Mangroven, in welchen es von Muskitos und Krabben wimmelt, und um deren Äste sich Baumschlangen winden. Allerdings ist die Mangrovenvegetation für viele Stellen ausserordentlich charakteristisch. Aber sie ist keineswegs überall verbreitet. Sie findet sich nur da, wo die Küste flach und nicht felsig ist, sondern ganz allmählich in den Meeresboden übergeht, an Stellen also, an denen keine Brandung herrscht, und die, wo die Gezeiten stärker hervortreten, von der Flut überspült werden, bei Ebbe aber vom Wasser entblösst sind. Besonders bevorzugt sind die Mündungen der Flüsse, den letzteren entlang gehen die Vertreter der Mangroveformation auch ins Innere hinein. Dass sie ebenso wie andere Strandpflanzen salziges Wasser gut vertragen, ist selbstverständlich, dass sie auch auf nichtsalzigem

Boden zu wachsen vermögen, äusserst wahrscheinlich*), wenigstens wächst in dem weit von der See entfernten botanischen Garten in Buitenzorg Bruguiera ganz gut. Was nun die Vertreter der Mangroveformation betrifft, so gehören hierher vor allem die Angehörigen der Familie der Rhizophoreen, namentlich Rhizophora und Bruguiera. In welcher Ausdehnung dieselben an günstigen Örtlichkeiten vorkommen, das zeigt z. B. eine Angabe von Mohnike**) über die Ostküste von Sumatra: „Dieser ganze, sich durch zehn Grade geographischer Breite hinziehende Küstenstrich, ist mit diesen Wäldern bedeckt, deren unmittelbaren Zusammenhang allein die vielen, an dieser Küste sich in das Meer ergiessenden Flüsse unterbrechen. Hierdurch aber erscheint dieser ganze, weitausgedehnte Küstenstrich von der See aus betrachtet als eine einförmige und unmalerische, unbegrenzte grüne Ebene, allenthalben ohne die geringste Spur des Bewohntseins von Menschen.“

Die Rhizophoreen sind immergrüne Bäume, welche keine bedeutende Höhe (ca. 10 Meter) erreichen. Rhizophora mucronata gleicht im Habitus etwa einem schmalblätterigen Gummibaum (Ficus elastica), Bruguiera gymnorrhiza einem breitblätterigen Lorbeer, Vergleiche, welche nur ganz im allgemeinen das Aussehen dieser Bäume bezeichnen sollen. Mit den Rhizophoreen zusammen, oder in deren Nähe, wachsen hier und da auch Sträucher oder Bäume, die anderen Familien angehören. So die Verbenacee Avicennia, die Myrsinee Aegiceras, die Acanthacee Acanthus ilicifolius, die Myrtacee Sonneratia. Diese Pflanzen kommen aber auch an sumpfigen Küstenstrichen vor, wo keine Rhizophoreen wachsen. Indes können wir sie als Bestandteile der Rhizophoreenvegetation im weitern Sinne betrachten, namentlich, weil einige derselben wichtige biologische Eigentümlichkeiten mit den Rhizophoreen teilen. Schon Rumpf[1]) hat sie übrigens mit richtigem Blicke mit denselben zusammengestellt.

Als charakteristische Eigentümlichkeiten der Rhizophoreen sind seit alter Zeit zwei bekannt, welche Rumpfs Bezeichnung von Rhizophora etc. als „wonderlyker water-boom“ rechtfertigen: die Bildung der eigenartigen Luftwurzeln, denen die Familie ihren Namen verdankt, und das „Lebendiggebären“, d. h. die Thatsache, dass die

*) Wenn die Küste sich hebt, verschwinden die Mangroven, aber offenbar nur, weil sie dann von anderen Bäumen verdrängt werden.

**) Mohnike, Das Pflanzen- und Tierleben in den niederländischen Malayenländern, pag. 137.

Samen schon in der Frucht, solange diese noch auf dem Baume hängt, keimen. Beide Eigentümlichkeiten sind trotz richtiger Schilderungen alter Reisender, namentlich Jacquins, vielfach miteinander verwechselt worden, manche falsche Angaben ziehen sich jahrzehntelang durch die Litteratur hindurch, um dann, wenn sie aus der wissenschaftlichen verschwunden sind, in der populären allmählich auszuklingen. Dahin gehört z. B. auch die Behauptung, dass die Kakteen kleine Wurzeln besitzen und von der Luftfeuchtigkeit leben sollen.*) Selbst solche, welche vielfache Gelegenheit hatten, Rhizophoreen selbst zu beobachten, haben den alten Irrtum wiederholt. So z. B. Mohnike (a. a. O. pag. 136): „Eigentümlich ist die Fortpflanzungsweise der Rhizophoreen. Der Samen entkeimt nämlich schon innerhalb der langen, dünnen, mehr oder weniger gekrümmten, an ihrem untern Ende spitzigen Früchte, während dieselben noch von den Zweigen herabhängen. Die Früchte lösen sich erst dann von der Mutterpflanze ab, wenn die dem Samen entspriessenden Wurzelfasern in dem schlammigen Boden festen Fuss gefasst haben, und die junge Pflanze hinreichende Stärke besitzt, um von der Mutter getrennt selbständig fortleben zu können.“ Wie bei der oben angeführten Angabe über Kakteen ist es kaum möglich, in einer Beschreibung mehr unrichtige Behauptungen zusammenzudrängen, als es hier geschehen ist.

Gehen wir zunächst zu den Luftwurzeln über, so sei darüber folgendes bemerkt. Betrachtet man eine Rhizophora bei Ebbe, oder in einer seichten Lagune, so fällt auf, dass sie auf einem Gestell von Luftwurzeln steht, welches über den Schlamm hervorragt. Diese entspringen von dem untern Teile des Stammes, von ihm in einem — annähernd — rechten Winkel abgehend, wenden sie sich bogenförmig nach unten. Der eigentümliche Eindruck dieses Wurzelgestells wird noch dadurch verstärkt, dass die Stützwurzeln, welche es zusammensetzen, sich strahlig verzweigen. Ich kann die Ansicht von Jacquin und Warming[2]), dass diese Verzweigung eine Folge der Verletzung

*) Diese Behauptung findet sich z. B. noch bei Otto Kuntze, Um die Erde, Reiseberichte eines Naturforschers, Leipzig 1881; pag. 30 behauptet er von einem grossen Kugelkaktus (wahrscheinlich ist ein Melocactus gemeint), er habe sehr kleine Wurzeln und lebe von der Luftfeuchtigkeit! In der That haben die Kakteen ein sehr wohlentwickeltes, gerade bei Melocactus tief in Felsspalten eindringendes Wurzelsystem; dass sie nicht von der „Luftfeuchtigkeit“ leben, bedarf keiner Begründung.

der Wurzelspitzen sei, nur bestätigen. Wodurch diese Verletzungen zustande kommen, vermag ich nicht anzugeben. Aber am Bentota-Ganga (in Ceylon) waren die Spitzen schon weit über dem Wasserspiegel des Flusses abgestorben (vielleicht vertrocknet), so dass an eine Verletzung der Wurzelspitzen durch Wassertiere wohl kaum zu denken ist. Ausserdem entspringen Luftwurzeln auch an den Zweigen, sie wachsen senkrecht nach unten, in den Schlamm herab, und dienen den Zweigen zur Stütze. Nun ist die Bildung von Luftwurzeln bekanntlich bei tropischen Pflanzen keine Seltenheit. Pandanus-Arten und manche Palmen (z. B. Iriartea exorrhiza) stehen ebenfalls auf einem Gestell von an der Stammbasis entspringenden Luftwurzeln, und von Ficus-Arten sind die von den Zweigen entspringenden, sich zu dicken Pfeilern entwickelnden Luftwurzeln, welche das weitausgebreitete Geäst des Baumes tragen, bekannt genug. Aber nirgends tritt doch die Bedeutung dieser Stützwurzeln in so auffallender Weise hervor, als bei den in schlammigem Boden wachsenden Rhizophoreen, deren Stämme dadurch in dem weichen Substrate verankert werden. Die Aufnahme der Nährstoffe kommt natürlich nur dem im Schlamme befindlichen Teile des Wurzelsystems zu. Hier befinden sich zahlreiche, von den Luft- und Stützwurzeln anatomisch abweichende kleinere Wurzeln, welche ihrerseits mit dünneren, haarähnlichen Wurzelzweigen besetzt sind, denen die Nahrungsaufnahme hauptsächlich zukommt.*) Die Mächtigkeit der Entwickelung des Wurzelgestells scheint übrigens nicht konstant zu sein, wenigstens fehlte dasselbe an dem oben angeführten Flusse bei Bruguiera gymnorrhiza fast vollständig, nur an der Basis der Stämme befanden sich einige Stützwurzeln. Es wäre von Interesse, die verschiedenen Arten daraufhin an verschiedenen Standorten zu prüfen, um zu entscheiden, ob auf festerem Boden die Entwickelung des Wurzelgestells eine schwächere ist, als auf schlickigem. Von Interesse ist es, dass auch der kleine Acanthus ilicifolius Stützwurzeln besitzt, eine Übereinstimmung mit den Rhizophoreen, auf welche schon Rumpf aufmerksam gemacht hat. —

Nur kurz sei hier darauf hingewiesen, dass die Rhizophoreen an Flussmündungen vielfach zur Vergrösserung des Landes beitragen, indem der von den Flüssen mitgeführte Schlamm sich in dem Wurzelgeflecht absetzt. Auch geht aus dem Gesagten hervor, dass die Rhizophoreenwälder sehr schwierig zu passieren sind, da es, wenn

*) Vgl. darüber die in Anm. 2 angeführte Abhandlung von Warming.

man nicht im Schlamme waten will — vorausgesetzt, dass er nicht zu tief ist, in Lagunen, wie z. B. in der bei Negombo auf Ceylon, kann man auf diese Weise immerhin weiter kommen —, gilt, von einer Wurzel zur andern zu steigen; „si — ex iis (von den Wurzeln) sagt Rumpf — prolabamur ad dimidiam corporis partem paludoso obruimur coeno, sub hoc tamen semper durum saxosumque reperitur solum, cui arborum radices sese infingent firmiter". Die Europäer haben bei ihren ersten Landungen in den Tropen diese Schwierigkeit teilweise sehr zu fühlen gehabt. So zitiert z. B. Martius*) einen alten spanischen Schriftsteller, welcher die Mühseligkeiten schildert, die Alonso de Ojeida und seine 70 Gefährten in den Manglewäldern (an der südamerikanischen Küste) erduldeten. Sie hatten sich dahin vor den Indianern geflüchtet, und irrten, von einer Bogenwurzel zur andern steigend, umher (wobei die Hälfte zu Grunde ging), bis sie wieder auf das Festland kamen. Sie versuchten auch, sich von den Früchten zu nähren, fanden aber, dass dieselben seien ein „cibus austerus ac stypticus, cujus perpauci modo sint patientes". Diese Erfahrung kann uns nicht wundernehmen, denn die Keimlinge (welche hier unter Früchten offenbar verstanden sind) sind — wie auch andere Teile der Pflanze — ganz ausserordentlich reich an Gerbstoff.

Die Keimungserscheinungen der Rhizophoreen nennt Martius ein „haud aspernandum divinae providentiae exemplum". In der That sind dieselben merkwürdig genug. Wir finden bei einer Anzahl der Mangroveformation angehörigen Pflanzen, nämlich ausser den Rhizophoreen selbst, soweit sie genauer untersucht sind, auch bei Aegiceras und Avicennia die Erscheinung des Lebendiggebärens, wobei der Samen schon in der Frucht keimt, und entweder dieselbe schon auf dem Baume durchbohrt, oder mit derselben abfällt. Ich werde versuchen, unten zu zeigen, dass biologisch dieselbe Bedeutung hat die Samenentwickelung einiger sumpfbewohnender, resp. in der Nähe von Sümpfen wachsender Monokotylen, und ebenso, dass der Fruchtbau einiger anderer Strandpflanzen, welche nicht zur Mangroveformation gehören (Cocos nucifera und Barringtonia) und nichtlebendiggebärend sind, ebenfalls ähnliche Dienste leistet. Bei der Ansiedelung einer Keimpflanze auf schlammigem, schlickigem Boden, oder am von der See bespülten Strande, ist es wesentlich, dass dieselbe sich im Substrat rasch befestigt und so den nötigen Halt gewinnt, der ein Umfallen oder ein Weggespültwerden verhindert. Derartige

*) Flora brasiliensis, tabulae physiognomicae explicatae bei Tab. XII.

Pflanzen sind, ebenso wie viele Epiphyten, bei denen unten darauf näher eingegangen werden soll, bezüglich ihrer ersten Ansiedelung in ungünstigeren Verhältnissen, als eine in festem Boden keimende Pflanze. Es ist somit der Nutzen der Einrichtung, dass der Embryo der Keimpflanze schon in weiter entwickeltem Zustande vom Baume fällt, leicht begreiflich, ohne dass damit die Thatsache selbst irgend erklärt wäre. Es ist zwar bekannt, dass auch bei uns in feuchten Sommern das Getreide schon auf den Halmen keimt („auswächst") — ebenso keimen in Java z. B. nach lange andauernden Regenperioden, wie mir Herr Wigman mitteilte, die Früchte von Dryobalanops Camphora auf dem Baume —, und sicher liessen sich noch andere Beispiele anführen.*) Aber dieselben betreffen doch abnorme, gelegentlich auftretende Erscheinungen, und auf die grössere „Feuchtigkeit" des Standortes können wir das Lebendiggebären bei den Rhizophoreen derzeit nicht zurückführen, so nahe es liegt, nach einer in den Verhältnissen des Standortes liegenden Veranlassung dieser Erscheinung zu suchen (vgl. unten). Dass sie sich herausgebildet hat aus dem gewöhnlichen Verhalten (bei welchem der Samen sich an der Pflanze ablöst, und besteht aus der Samenschale und dem von ihr umschlossenen Embryo, wozu bei vielen noch das Endosperm kommt), kann um so weniger bezweifelt werden, als sie ja bei einzelnen Formen von Familien auftritt, welche sonst durchaus normale Samenbildung aufweisen. Welche Verschiedenheiten aber in der Samenbildung der Pflanzen vorkommen, das erhellt daraus, dass man — während gewöhnlich die sich ablösenden Samen einen wohlentwickelten Embryo besitzen — in manchen Samen zur Zeit, wenn sie abfallen, nur mit grosser Mühe den Embryo, die Anlage der Keimpflanze nachweisen kann, weil er noch äusserst klein, zuweilen einzellig ist (z. B. Eranthis hiemalis, Ranunculus Ficaria, Corydalis cava), während bei Gingko biloba auch die Befeuchtung erst in der abgefallenen Samenanlage zu erfolgen pflegt. Beiläufig bemerkt, ist es auffallend, dass (von Gingko abgesehen) die oben genannten Pflanzen solche sind, welche sich biologisch ganz ähnlich verhalten: Frühlingspflanzen nämlich mit kurzer Entwickelungsperiode, welche ihnen zur Zeit, wo noch wenig andere Pflanzen kräftig entwickelt sind, und im Walde die Belau-

*) Auch bei Kakteen finden sich solche, ferner bei Epilobium, Agrostemma, Juncus u. a.; bei Hohenbergia strobilacea, einer Bromeliacee, tritt an dem im Marburger Garten kultivierten Exemplare das Auskeimen der Samen in den Früchten ungemein häufig ein.

bung der Bäume noch keine dichte ist, anderen Pflanzen gegenüber von Vorteil sein muss. Teleologisch betrachtet, ist es also für sie von Wert, auch die Zeit der Samenentwickelung abzukürzen. Sie geben den Samen also zwar Endosperm mit, aber die sonst während einer längern Zeitdauer an der Mutterpflanze erfolgende Weiterentwickelung des Embryo findet hier im abgefallenen Samen statt, wie wir auch sonst wissen, dass unreife Samen von einem gewissen Entwickelungsstadium ab von der Pflanze losgelöst und ausgesäet, doch zur Keimung gelangen — wahrscheinlich weil sie wie die von Corydalis, Eranthis etc. im Boden nachreifen.

Diesen Fällen gegenüber also steht als andres, aber ebenfalls mit der Lebensweise in Beziehung stehendes Extrem, das Lebendiggebären der Rhizophoreenvegetation. Es wird von Interesse sein, diese Erscheinung bei einigen Arten näher ins Auge zu fassen. Ich beginne mit derjenigen, welche mir die einfachste Einrichtung zeigte, mit Bruguiera gymnorrhiza.*)

Der Fruchtknoten dieser Pflanze (vgl. Taf. V Fig. 3) ist unterständig und enthält drei Fächer, von denen jedes zwei Samenknospen umschliesst. Jede Samenknospe hat ein dickes, schwammiges Integument und eine nach oben gekehrte Mikropyle. Von den sechs Samenknospen entwickelt sich aber infolge der Befeuchtung nur eine einzige weiter, auch wenn wirklich mehrere befeuchtet werden. Diese Verkümmerung eines Teiles der Samenanlagen zu gunsten einer oder einiger ist eine weitverbreitete Erscheinung. Sie findet sich in ganz ähnlicher Weise, wie bei Bruguiera, z. B. auch bei der Eiche, von deren sechs Samenanlagen auch nur eine einzige sich weiter entwickelt und dann den ganzen Innenraum der Frucht ausfüllt. Wie hier gelegentlich auch eine zweite (unter Umständen, aber selten, auch mehr) Samenanlagen zur Weiterentwickelung gelangen, so mag es auch bei Bruguiera gelegentlich der Fall sein, indes habe ich bei Untersuchung zahlreicher Früchte nichts derartiges gesehen.

Die eine begünstigte Samenknospe wächst auch hier so heran, dass sie den Innenraum des Fruchtknotens ganz ausfüllt, die übrigen fünf Samenanlagen mitsamt dem Samenträger (Placenta), welchem sie angeheftet sind, findet man dann als schwärzliche, zerdrückte Körper. Ganz ähnliches, nur in noch grösserm Massstabe, wird unten von Aegiceras zu berichten sein.

*) Ich kann die Richtigkeit der Bestimmung der vor drei Jahren von mir in Bentotte (Ceylon) gesammelten Materialien leider derzeit nicht prüfen.

Die Ausdehnung der Samenknospe wird namentlich dadurch sehr erleichtert, dass unterhalb der Fruchtknotenhöhle sich ein umfangreiches, schwammiges, mit grossen Intercellularräumen versehenes Gewebe befindet, welches der Ausdehnung der Samenanlage kaum einen Widerstand entgegensetzt. Auch bei den Rhizophorablüten ist an derselben Stelle ein ganz ähnliches, aber weniger ausgedehntes Gewebe.

Die Vorgänge innerhalb der Samenknospenanlage während deren Wachstum sind kurz folgende: Wie gewöhnlich verdrängt der Embryosack alles Gewebe, das innerhalb des Integuments liegt. In ihm bildet sich das Endosperm, zuerst als Wandbelag, später füllt es als weissliche Masse den Innenraum (vielfach nicht ganz) aus. Der Embryo liegt an seiner Spitze (Taf. V Fig. 4), er unterscheidet sich von den gewöhnlichen Embryonen dikotyler Pflanzen nur dadurch, dass er vier, nicht zwei Keimblätter besitzt, welche in das Endosperm hineingreifen. Wahrscheinlich ist die Vierzahl der Keimblätter auf Spaltung von zwei ursprünglich vorhandenen, also den gewöhnlichen Dikotylen-Typus, zurückzuführen, wofür auch die Thatsache spricht, dass auf die Kotyledonen sofort gekreuzte Blattpaare folgen. Übrigens hängen die vier Kotyledonen unten zusammen und bilden eine, die Stammknospe umgebende, sehr kurze Röhre, was hier wegen einer unten für Rhizophora zu schildernden Eigentümlichkeit hervorzuheben ist. Die Kotyledonen bilden jetzt noch die Hauptmasse des Embryo, der Teil, welcher später so bedeutend sich entwickelt, das hypokotyle Glied, ist zu dieser Zeit noch, wie Fig. 4 u. 5 zeigen, sehr klein. Weiterhin aber verlängert sich dasselbe bedeutend, der Embryo durchbohrt die Samenschale in der Gegend der Mikropyle, und das hypokotyle Glied (mit der Wurzel an der Spitze) tritt in den Fruchtknotenraum hinein, während die Kotyledonen in der Samenschale stecken bleiben und das Endosperm aufzehren. Das wachsende Wurzelende des Embryo dehnt den Innenraum des Fruchtknotens mächtig, schliesslich sprengt es die Fruchtknotenwand, und zwar den Teil, welcher oben den langen Griffel trägt, in einem Querriss ab. Dieser Teil wird von dem sich verlängernden Wurzelende emporgehoben, wie die Calyptra von der jungen Mooskapsel, nach einiger Zeit fällt er ab, da er nur lose auf der Wurzelspitze sitzt. Der aus dem Fruchtknoten hervorgetretene Teil des Keimlings schwillt an und verlängert sich sehr bedeutend. Seine Verlängerung findet, soweit die Beschaffenheit des Gewebes darüber ein Urteil gestattet, vorzugs-

weise in der Region unterhalb der Kotyledonen statt, welche von der Kelchröhre umschlossen und geschützt ist, während die der Atmosphäre ausgesetzten Teile eine dicke Epidermisaussenwand entwickeln. Das hypokotyle Glied nimmt die Form einer im ausgewachsenen Zustande etwa 21 Centimeter*) langen, an der dicksten Stelle circa 2 Centimeter breiten Spindel an, die Längsfurchen, welche es auf einigen Abbildungen zeigt, sind im frischen Zustande kaum wahrnehmbar, sie entstehen bei Wasserentziehung durch Alkohol oder Austrocknen. Dagegen finden sich am untern Ende des Keimlings Furchen in der Oberfläche, deren etwaige biologische Bedeutung mir unklar geblieben ist.

Durch das Gewicht des Keimlings wird die Frucht so gedreht, dass die Wurzelspitze nach unten gekehrt ist. Einen Teil des zum Wachstum notwendigen Materials erhält der Embryo zweifelsohne aus der Mutterpflanze vermöge der Kotyledonen, welche die Samenschale innen ausfüllen, aber ein Teil der bedeutenden Stärkemengen, welche im hypokotylen Gliede sich finden, stammt jedenfalls auch von der eignen Assimilationsthätigkeit des letztern her, es enthält nämlich in seinen äusseren Gewebelagen viel Chlorophyll. Auf die bedeutenden Gerbstoffmengen wurde oben schon aufmerksam gemacht. Schliesslich fällt der mit Reservestoffen wohlausgestattete Keimling ab. Ob diese Ablösung, wie bei Rhizophora, dadurch geschieht, dass die Kotyledonen vom übrigen Teile des Keimlings sich ablösen und dadurch das hypokotyle Glied mit der daraufsitzenden Stammknospe herabfallen kann, vermag ich nicht anzugeben; meine Notizen aus Bentotte lassen mich hierbei in Stich. Jedenfalls finden sich an eingewurzelten Keimlingen keine Kotyledonen mehr. Am abgefallenen Keimling entwickelt sich rasch die Wurzel und deren Nebenwurzeln und heften ihn im Boden fest. Diese Entwickelung der Hauptwurzel scheint bei Rhizophora gewöhnlich ganz zu unterbleiben (vgl. auch Warming a. a. O. pag. 535) und der Keimling durch am Wurzelende entspringende — schon vor dem Herabfallen angelegte — Nebenwurzeln im Schlamme befestigt zu werden; ob sie bei Bruguiera regelmässig eintritt, bleibe dahingestellt.

Gewöhnlich nimmt man nun an, dass die Rhizophoreenkeimlinge, wenn sie vom Baume abfallen, mit ihrem untern Ende im Schlamme stecken bleiben und weiter wachsen, und gerade dieses Sich-in-den-

*) Die Länge, welche die Keimlinge einer und derselben Art am Baume hängend erreichen, ist eine ziemlich verschiedene.

Schlamm-einbohren der stabförmigen Rhizophoreenkeimlinge hat am meisten die Aufmerksamkeit auf sich gezogen. Ohne Zweifel kommt es bei Ebbe und seichtem Wasserstande häufig vor, und erklärt den geselligen Wuchs der Rhizophoreen. Aber bei Flut, oder bei Rhizophoreen, welche an Flüssen stehen, fallen die Keimlinge in das Wasser und werden von demselben (vermöge ihrer lufthaltigen Intercellularräume) fortgetragen. An der Mündung des Bentotta-Ganga fand ich hunderte von Bruguierakeimlingen, welche der Fluss in das Meer getragen hatte, und die von der Brandung wieder an das Land geworfen worden waren, an dessen Strand eine Anzahl gekeimt hatte. Auf diese Weise kann also (ebenso wie in den unten zu schildernden Fällen von Aegiceras und Avicennia) eine Verbreitung der Rhizophoreen stattfinden.

Die Samenentwickelung von Rhiz. mucronata verläuft zwar der an Bruguiera im wesentlichen ähnlich, sei hier aber wegen der Rolle, welche das Endosperm dabei spielt, kurz geschildert. Die keimenden Früchte von Rhizophora mucronata sind von denen von Bruguiera schon von weitem zu unterscheiden: sie haben nur vier Kelchblätter, einen aus der Frucht herausragenden Wurzelteil des Keimlings von keulenförmiger Gestalt (Taf. V Fig. 8, wo der Keimling aber noch lange nicht ausgewachsen ist), welcher in einer lederbraunen, über den Kelch hervorragenden Masse festsitzt. Diese besteht aus dem stark mitgewachsenen untern Teile des Griffels, welcher schon zur Blütezeit sehr dick, nach der Befruchtung sich weiter entwickelt, noch ehe die befruchtete Samenknospe bedeutende Grösse erreicht hat. In dieses schwammige, aussen von Kork bedeckte Gewebe wächst dann das hypokotyle Glied des Keimlings hinein (Taf. V Fig. 11) und durchbohrt es später. Auch bei Rhizophora entwickelt sich von den (hier in Vierzahl vorhandenen) Samenknospen nur eine.

Abweichend von Bruguiera ist nun einerseits die Rolle, welche das Endosperm spielt, andererseits die Form des Embryo. Zunächst ist das Endosperm natürlich in dem vom dicken Integument eingeschlossenen Embryosacke enthalten, und an seiner Spitze liegt der Embryo (Fig. 58, *1*). Nach einiger Zeit findet man die Mikropyle der Samenknospe (in der Figur, wie in Wirklichkeit nach oben gekehrt) weit geöffnet (Fig. 58, *2*). Dies ist ohne Zweifel einem starken Breitenwachstum des obern Endospermteiles zuzuschreiben, worauf auch die lebhaften Teilungen in den peripherischen Zellen desselben hindeuten. In diese weitgeöffnete Mikropyle wuchert dann

das Endosperm, wie Fig. 58, *3* zeigt, hinein, und tritt auch zur Mikropyle heraus, ohne aber, wie dies bei Rh. Mangle nach Warmings Schilderung der Fall ist, arillusartig sich dem obern Teile des Integuments anzulegen. Das Endosperm bahnt so dem auskeimenden Embryo den Weg, das hypokotyle Glied desselben verlängert sich, er wächst in das Endosperm hinein und durchbohrt schliesslich dasselbe (Taf. V Fig. 9), so in die Fruchtknotenhöhle gelangend, wenn man von einer solchen sprechen will, denn die heranwachsende Samenknospe füllt die Fruchtknotenhöhle vollständig aus und verdrängt auch jenes oben erwähnte, am Grunde derselben gelegene schwammige Gewebe.

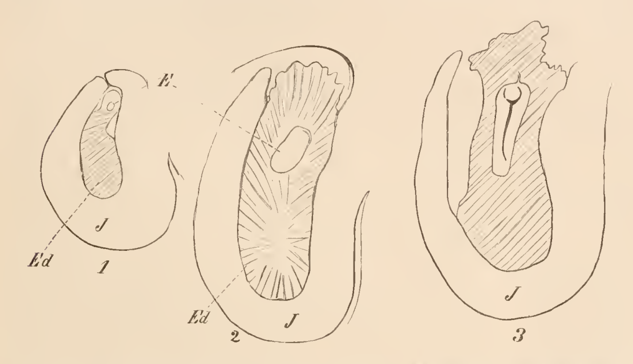


Fig. 58. Rhizophora mucronata. Samenentwickelung im Längsschnitt, stark vergrössert, der Altersfolge nach beziffert. *J* Integument, *E* Embryo, *Ed* Endosperm, die Ablösung des Endosperms vom Integument in *3* ist wohl eine durch Alkohol bewirkte Zusammenziehung.

Sehr eigenartig ist der Embryo ausgebildet. Fassen wir z. B. ein junges Entwickelungsstadium ins Auge. Fig. 9 Taf. V stellt eine freipräparierte Samenanlage dar. Das hypokotyle Glied des Embryo ist hier schon längst zur Samenschale (*s*) herausgewachsen, es hat das Endosperm (*e*) durchbohrt, und das letztere ist nur noch als dünne Haut, welche das hypokotyle Glied umgibt, sichtbar. In der Samenanlage ist das Endosperm vom Embryo vollständig verdrängt, der Innenraum der Samenschale wird ausgefüllt von dem Kotyledonarkörper des letzteren (Taf. V Fig. 11). Das Endosperm kann also, ebenso wie bei Bruguiera, nur anfangs eine Rolle bei der Ernährung des Embryo spielen, später gehen die von der Mutterpflanze dem Embryo gelieferten Baustoffe direkt von der Samenschale in den als Saugorgan dienenden Kotyledonarkörper über. Ich spreche von einem „Kotyle-

donarkörper“, nicht von Kotyledonen. Denn von Keimblättern, wie bei Bruguiera, ist hier zunächst nichts zu sehen, vielmehr findet sich an deren Stelle ein scheinbar homogener Körper, der an seinem hintern (dem hypokotylen Gliede benachbarten) Ende eine bedeutende Anschwellung zeigt, mittelst deren er in der klaffenden Samenschale festsitzt (vgl. den frei präparierten Embryo Taf. V Fig. 10). Während nun nach Warming der obere Teil des ganz ähnlich geformten Kotyledonarkörpers von Rh. Mangle eine solide Gewebemasse darstellt, ist dies bei Rh. mucronata nicht der Fall. Am obern, schmälern Ende des Kotyledonarkörpers findet sich eine unregelmässig begrenzte Einsenkung. Diese führt auf eine, den ganzen Kotyledonarkörper durchziehende Spalte zu, welche aber so eng ist, dass ihre Ränder sich berühren, wie dies der in Fig. 59 abgebildete Querschnitt zeigt. Verfolgt man die Spalte weiter nach unten, so zeigt sich, dass sie sich unmittelbar oberhalb der Stammknospe des Embryo erweitert. Vergleichen wir dies Verhältnis mit der Embryobildung bei Bruguiera, so ergibt sich die Bedeutung des Kotyledonarkörpers von Rhizophora ohne weiteres: wir können ihn konstruieren, indem wir uns die kurze Strecke, auf welcher die Kotyledonen von Bruguiera unten miteinander zusammenhängen, stark verlängert, die dort grossen freien Teile der Keimblätter aber bis zur Unkenntlichkeit verringert denken. Ob bei Rhizophora zwei oder vier Kotyledonen anzunehmen sind, bleibe dabei dahingestellt, aber dass der Kotyledonarkörper von Rhizophora auf diese Weise zustande gekommen ist, scheint mir auch ohne Kenntnis der Entwickelungsgeschichte sicher. Wir haben hier einen ganz ähnlichen Vorgang, wie er in dem Abschnitt über Sukkulenten für Mesembr. obconellum im Vergleiche zu anderen dort erwähnten Arten derselben Gattung geschildert wurde.



Fig. 59. Querschnitt durch den Kotyledonarkörper von Rhizophora mucronata. *Sp* Spalte, aussen das plasmareiche, absorbierende Gewebe weiss gelassen, die Gefässbündelquerschnitte weiter innen angedeutet.

Die Oberfläche des Kotyledonarkörpers ist mit plasmareichem Gewebe bedeckt, welchem ohne Zweifel die Bedeutung der Absorption von Nährstoffen aus der Innenseite der Samenschale und die Leitung derselben zukommt. Später löst sich der Kotyledonarkörper da, wo er dem hypokotylen Gliede angrenzt, ab, der Keimling fällt dann herunter und erfährt die oben bei Besprechung von Bruguiera schon kurz geschilderten Schicksale.

Von Aegiceras konnte ich bei Negombo im Oktober nur „reife“ Früchte finden, alles Suchen nach jüngeren Entwickelungsstufen war vergebens. Indes genügt für den hier verfolgten Zweck auch die Kenntnis der reifen Frucht. Aegiceras majus ist ein der Familie der Myrsineen angehöriger Strauch, welcher an vielen Stellen Südasiens als Bestandteil der Rhizophoreenvegetation auftritt. Er ist, wenn Blüten oder Früchte vorhanden sind, an dem „gedrehten“ Kelche leicht zu kennen. Sein Name rührt her von der ziegenhornähnlichen Krümmung der Frucht (Taf. V Fig. 1), welche zwar zu den „lebendiggebärenden“ gehört, aber, so lange sie auf dem Strauche sitzt, von dem Keimling nicht durchbohrt wird; dieser erreicht aber innerhalb derselben eine bedeutende Grösse, so dass er die ganze Frucht ausfüllt, während der Samen selbst nur unbedeutende Dimensionen erreicht. Die Frucht fällt mitsamt dem von ihr umschlossenen Keimling ab, sie schwimmt im Wasser und wird also dadurch leicht verbreitet. Der Keimling keimt dann rasch weiter und sprengt die lederige Fruchtschale von unten her in zwei Hälften auf.

Die Myrsineen besitzen, wie die Primeln, einen centralen, mit zahlreichen Samenknospen besetzten Samenträger (Placenta), welcher in den Innenraum der Fruchtknotenhöhle hineinragt, ohne mit der Wand derselben irgend in Verbindung zu stehen. Auch hier entwickelt sich von den Samenknospen nur eine einzige. In der reifen Frucht findet man folgendes: zunächst den, aus der Samenanlage längst hervorgetretenen Keimling, welcher, wie erwähnt, den Innenraum der Frucht fast ganz ausfüllt. Der Keimling besteht, ebenso wie bei den Rhizophoreen, in diesem Entwickelungsstadium zum allergrössten Teile aus dem hypokotylen Gliede, in welchem grosse Stärkemengen aufgespeichert sind. Die beiden Keimblätter sind ganz klein (Taf. V Fig. 1 cot.), sie liegen einander dicht an, und die Spalte, die zwischen ihnen liegt, ist mit Schleim ausgefüllt, der von Drüsenhaaren ausgesondert wird, welche am Grunde der Keimblätter stehen. Am untern Ende dieser Spalte liegt die, zwei Blattanlagen aufweisende Stammknospe.

Ausserdem findet man auf der konkaven Seite des Embryo einen dünnen, langen, plattgedrückten Strang (Taf. V Fig. 1 u. 2, *Pl*). Dies ist der untere, stark in die Länge gewachsene Teil der freien Centralplacenta, deren oberer, zusammengedrückter Teil mit den Resten der verkümmerten, zerdrückten Samenanlagen ebenfalls noch wahrnehmbar ist. Endlich ist noch zu sehen ein Rest der Samenschale

(Taf. V Fig. 2 *s*), welche der Keimling durchbrochen hat, in Form einer dünnen, braunen, am obern Ende des Keimlings sitzenden Haut. Wie hier die Durchbrechung der Samenschale bei der Keimung vor sich geht, ob und welch eine Rolle das Endosperm dabei spielt, muss, bis die Entwickelungsgeschichte bekannt ist, dahingestellt bleiben. Hier genügt es, darauf hingewiesen zu haben, dass auch bei dieser, einer andern Familie angehörigen, zur Rhizophoreenformation zu zählenden Pflanze ein „Lebendiggebären" stattfindet. Das letztere gilt auch für eine Verbenacee, Avicennia officinalis (andere Arten verhalten sich offenbar ganz analog). Dieser Baum bildet ebenfalls einen charakteristischen Bestandteil der Strandvegetation. Was sein Vorkommen betrifft, so sei hier eine Bemerkung von Rumpf*) angeführt, der von seinem „Mangium album" sagt: „Het wast op vlakke stranden, niet onder de hooge Mangi-Mangis (d. h. Rhizophoreen) maar alleen, en daar 't droog is — (letzteres ist nur relativ zu verstehen, im Verhältnis zu dem Vorkommen der Mangroven auf schlickigem Grunde) met kleyne steynen gemengt, geweenlijk by den uytgang der rivieren en achter t'Mangium fruticans."

Es ist lange bekannt, dass die Samen dieser Pflanze in der Frucht keimen. So sagt z. B. Saint-Hilaire: „Ainsi l'on a dit que l'Avicennia n'avait point de téguments, parceque souvent on voit. sur les rivages des mers tropicales, des embryons de cette plante ballotés par les flots et alors parfaitements nus, mais, à cette époque, leur germination est déjà très-avancée; elle a commencé dans l'ovaire, et c'est dans celui-ci même que la plante naissante s'est débarassée de son tégument."**) Auf welche Weise die Keimung in der Frucht erfolgt, hat derselbe Autor schon im Jahre 1818 im wesentlichen richtig geschildert***), aber die Deutung des Gesehenen war irrig und wurde erst durch die Untersuchung von Treub berichtigt. Der Fruchtknoten trägt auf einer freien Centralplacenta vier Samenanlagen, von denen aber nur eine sich entwickelt. „Bei einer einzigen dieser Samenanlagen" (St. Hilaire deutete dieselben anders), sagt der französische Forscher, „haben sich die Lippen der (Mikropyle-)Spalte erweitert und ein rundliches, durchsichtiges Knöllchen heraustreten lassen, welches mit seiner ganzen hintern Seite dem Körper, der es trägt, ansitzt, und nur an seiner vordern frei ist. Zu dieser Zeit

*) H. A. III, 115. **) Morphologie végétale, pag. 371.

***) Second Mémoire sur les plantes aux quelles on a attribué un placenta central libre, Mém-du museum d'hist. naturelle IV, pag. 387.

stellt das Knöllchen eine wässerige Substanz dar, selbst mit einer sehr starken Lupe betrachtet, erscheint dieselbe durchaus homogen. Indes schwillt dies Knöllchen an, bald überragt es die Lippen der Spalte, aus der es herauskam, es bedeckt allmählich die ganze Breite des Körpers, der es trägt, und bildet auf demselben eine Art Schild, dessen Ränder ganz frei bleiben, endlich wird es mit blossem Auge sichtbar. Öffnet man das Knöllchen, wenn es eben anzuschwellen beginnt, so bemerkt man darin ein kleines Kügelchen, in kurzer Zeit verlängert sich das letztere und plattet sich ab, und man unterscheidet deutlich zwei elliptische Kotyledonen, die unten zusammenhängen. Dann ist ein Wurzelchen noch nicht zu bemerken, aber bald zeigt es sich in Form eines etwas abgeplatteten Kegels." Den erst knöllchen-, später schildförmigen Körper hielt St. Hilaire, dessen vergessene Schilderung, auf die ich zufällig aufmerksam wurde, ich eben anführte, für die Samenanlage. Aus den Untersuchungen von Treub*) aber wissen wir, dass bei Avicennia, wie bei Rhizophora das Endosperm es ist, welches aus der Mikropyle der Samenknospe zunächst (knöllchenförmig) heraustritt. Es spielt hier aber noch eine bedeutendere Rolle, als in dem oben geschilderten Falle, da es den Embryo mit sich führt, so dass derselbe schliesslich ganz ausserhalb der Samenknospe zu liegen kommt. Er hat hier einen nur wenig entwickelten hypokotylen Teil, welcher im entwickelten Samen im Endosperm wie in einer Tasche steckt, während die Kotyledonen daraus herausragen. Von Interesse ist namentlich noch, dass die Hauptwurzel hier nur wenig entwickelt ist, sie besitzt nicht einmal eine Wurzelhaube, wohl aber tragen die Embryonen, welche im Begriffe sind, aus der Frucht herauszufallen, an ihrem untern Ende einen Kranz von Nebenwurzeln, mittelst dessen sie sich rasch im Schlamme befestigen können, nachdem sie vom Wasser, dessen Strömungen die Embryonen verbreiten, abgesetzt worden sind.

In anderen Tropenländern finden sich ohne Zweifel noch andere Angehörige der Rhizophoreenvegetation. Für Brasilien rechnet z. B. Martius**) dazu zwei Combretaceen: Conocarpus erectus und Laguncularia racemosa, sowie Bucida Buceros. Bei ihnen soll, wie bei Avicennia, der Embryo innerhalb des Perikarps keimen und mit diesem abfallen. Genaueres darüber ist mir nicht bekannt geworden.

---

*) Treub, Notes sur l'embryon, le sur embryonnaire et l'ocule; Avicennia officinalis. Annales du jardin botanique de Buitenzorg III, pag. 79.

**) A. a. O. pag. XLXIII.

In einigen trockenen Früchten von Laguncularia, welche ich Herrn Suringar verdanke, bestand der einzige Samen aus einer papierdünnen, braunen Haut (offenbar der Samenschale) und dem Embryo, der von dieser Haut ganz umschlossen war; um das hypokotyle Glied waren die nach abwärts geschlagenen Kotyledonen herumgewickelt; von einem „Lebendiggebären" war hier also nichts zu bemerken.

Dagegen können, wie mir scheint, an die oben geschilderten „lebendiggebärenden" Pflanzen der Rhizophoreenformation zwei asiatische Monokotylen wegen ihrer eigentümlichen Samenentwickelung angeschlossen werden.[3]) Ich hatte nur die eine zu untersuchen Gelegenheit. Es ist dies eine Amaryllidee, Crinum asiaticum. Sie wächst auf Ceylon, z. B. in der Nähe des Strandes auf sumpfigem Boden, an Gräben u. dgl., ein Standort, der deshalb besonders hervorgehoben sein mag, weil der Samenbau auf eine Verbreitung durch das Wasser sehr deutlich hinweist. Dass dies auch für andere Crinum-Arten gilt, geht aus Angaben über südamerikanische Formen hervor. So sagt Schomburgk*) von der Mündung des Cumaka in Brittisch-Guyana: „Daneben gleitete (sic!) der Saum der Wellen zwischen einem förmlichen Spalier jener riesigen Crinum hin, bis bei eintretender Flut die Höhe des Spaliers immer mehr und mehr abnahm und nur noch die schwimmenden Blüten das Dasein der Stengel verrieten." Auch Martius (a. a. O.) führt Crinum an als Bestandteil der Flussinselvegetation im Archipel von Pará; auf schlammigem Boden wächst dort am Ufer der Kanäle Crinum mit Caladium, Heliconia u. a.

Auch Crinum asiaticum ist eine stattliche Pflanze mit hohem Blütenstandsschaft. Sie besitzt Samen etwa von der Grösse einer Rosskastanie, welche, da sie gewöhnlich zu dreien in einer Frucht vorkommen, an den Berührungsflächen abgeplattet sind. Was an diesen Samen zunächst auffällt, und offenbar der Anlass der mancherlei falschen Deutungen der „knollenförmigen" Samen einiger Amaryllideen gewesen ist, ist der gänzliche Mangel einer harten, festen Samenschale, der Samen ist nur von einer dünnen, grauen Haut überzogen, durch welche die grüne Farbe der äusseren Gewebelagen durchschimmert. Der Samen ist, wie die unten zu schildernde Entwickelungsgeschichte zeigt, der Hauptsache nach aus Endosperm gebildet, welches eine mit lufthaltigen Intercellularräumen versehene weiche Masse darstellt, deren äussere Zelllagen Chlorophyll enthalten.

*) R. Schomburgk, Reisen in Brittisch Guyana I, pag. 147.

In noch nicht ganz reifen Samen sucht man den Embryo vorerst öfters vergebens, er ist nämlich zunächst sehr klein, wächst erst später heran, und liegt dann in der Mitte des Endosperms, wohin er auf eine ungewöhnliche Weise gelangt. Diese Samen sind nun offenbar auf Verbreitung durch Wasser und baldige Keimung eingerichtet. Der fruchttragende Blütenspross wird, sei es durch das Gewicht der Samen, sei es durch Regengüsse etc. niedergebeugt, die schwammige Fruchtschale verwittert, und die Samen werden frei. Sie schwimmen vermöge ihres Luftgehaltes im Wasser und keimen sofort, wobei, wie bei vielen anderen Monokotylen, das Keimblatt als Saugorgan im Endosperm stecken bleibt. Dass die Samen ohne Samenschale, nur bedeckt von einer dünnen Korkhaut, für eine längere Ruheperiode recht schlecht eingerichtet wären, bedarf keines Beweises. Verbreitung von Pflanzensamen durch Wasserströmungen ist eine verbreitete Einrichtung, und es werden dazu die verschiedensten Mittel angewendet, welche alle auf die Schaffung lufthaltiger Intercellularräume hinauskommen. Eines der merkwürdigsten findet sich bei Nymphaeaceen, z. B. bei Euryale ferox. Hier ist der Samen von einem nachträglich gebildeten lufthaltigen Samenmantel (Arillus) umgeben. Streift man denselben ab, so sinkt der Samen, welcher vorher im Wasser schwamm, sofort zu Boden, und dasselbe wird natürlich eintreten, wenn der aus zartem Gewebe bestehende Samenmantel verwittert. Ursprünglich wird der Arillus am untern Ende der Samenknospe als niederer Ringwall angelegt, der dieselbe schliesslich ganz umwächst. —

Bei Crinum sind nach dem Obigen wesentlich einfachere Schwimmeinrichtungen vorhanden. Das Verständnis der eigenartigen Samenbildung wird vermittelt durch die Entwickelungsgeschichte.

Der Fruchtknoten von Crinum asiaticum enthält sechs Samenknospen (zwei in jedem Fache), von denen aber nicht selten nur eine einzige, vielfach drei zur Samenbildung gelangen. Sie zeichnen sich durch eine, sonst nur bei Schmarotzerpflanzen bekannte Eigentümlichkeit aus, sie sind nackt, es fehlen die sonst in Ein- oder Zweizahl vorhandenen Integumente. Im Längsschnitt (Fig. 60 *4*) erscheint die Samenknospe als langgestreckte Hervorwölbung an der Placenta, etwa in der Mitte derselben befindet sich der Embryosack. (Gelegentlich sind in einer Samenknospe auch zwei Embryosäcke vorhanden, was hier angeführt sein mag, da möglicherweise das von A. Braun angegebene Vorkommen mehrerer Embryonen bei einigen

Amaryllideen, z. B. Hymenocallis mexicana, auf dieselbe Thatsache zurückzuführen sein mag.) Nach der Befruchtung wächst, wie gewöhnlich, der Embryosack heran und füllt sich mit Endosperm, das zunächst als Wandbelag gebildet wird. Auch der Embryo sitzt, wie gewöhnlich, zunächst dem Embryosack an. Das Endosperm füllt schliesslich den Embryosack aus.*) Derselbe ist schon zur Zeit der Befruchtung teilweise nur von einer oder wenigen Zelllagen des Samenknospengewebes bedeckt, namentlich an der Stelle der stärksten

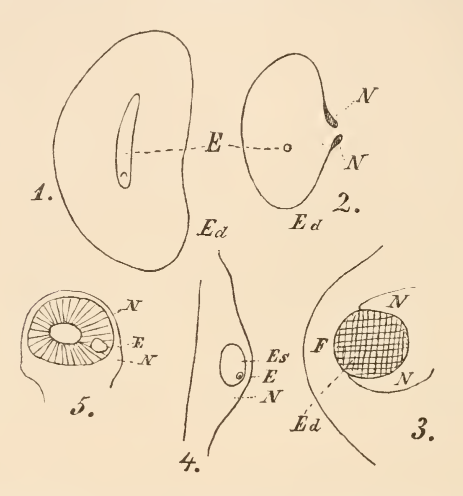


Fig. 60. Samenentwickelung von Crinum asiaticum (bei sehr verschiedener Grösse gezeichnet). *E* Embryo, *N* Nucellus, *Es* Embryosack, *Ed* Endosperm, *F* Fruchtknotenwand. *1.* Längsschnitt eines reifen Samens (nat. Grösse), *2.* Längsschnitt eines halbreifen Samens (nat. Gr.), *4.* Längsschnitt durch eine Samenknospe mit zweizelligem Embryo, die Endospermbildung hat noch nicht begonnen, *3.* Längsschnitt durch eine ältere Samenknospe, das Endosperm (schraffiert) hat den Nucellus durchbrochen, *5.* Querschnitt einer Samenknospe von Crinum capense.

Krümmung der Samenanlage. Diese Zelllagen werden bei dem fortschreitenden Wachstum des Endosperms bald zerdrückt und zerstört, das Endosperm tritt so aus der Samenanlage hervor, direkt an die Innenwand des Fruchtknotens anstossend (Fig. 60, *3*). Bei weiterer

*) Häufig bleibt ein centraler schmaler Hohlraum frei. Dies mag zu der unrichtigen Anschauung geführt haben, der Embryo werde in dieser „central cavity“ gebildet. (Robert Brown, Miscellaneous botan. works I, pag. 365.)

Vergrösserung desselben wird das Gewebe der Samenknospe grösstenteils zerstört, man kann es an Samenknospen mittlerer Entwickelung (Fig. 60, *2*, *N*) nur noch an der Anheftungsstelle nachweisen. Der Vergrösserung des nackten Endosperms, aus welchem jetzt, abgesehen vom Embryo und den oben erwähnten spärlichen Resten der Samenanlage, der Samen besteht, setzt die Fruchtknotenwand, welcher es anliegt, kaum ein Hindernis entgegen, da sie aus weichem, schwammigem, leicht zusammendrückbarem Gewebe besteht. Dieses sonderbare Endosperm — sonderbar schon deshalb, weil der Name Endosperm, da es ja nicht innerhalb des Samens ist, gar nicht darauf passt — zeigt zwei weitere Eigentümlichkeiten: die, dass es in seiner peripherischen Region Chlorophyll bildet, und also wohl auch zur Assimilation befähigt ist, und die, dass sein Dickenwachstum vor allem in der Peripherie vor sich geht. Daraus erklärt sich auch die oben erwähnte Lagerung des Embryo inmitten des Endosperms im reifen Samen. Bei anderen Pflanzen, deren Embryonen diese Lage haben, werden sie in dieselbe gebracht dadurch, dass der Embryo einen langen Embryoträger besitzt, mittelst dessen er in das Endosperm, wo er für seine Ernährung günstige Bedingungen findet, hinabgeschoben wird. Bei Crinum asiaticum aber ist der Embryoträger nur kurz, sein Vorhandensein würde also zur Erklärung der Lagenveränderung des Embryo nicht ausreichen. Durch das lange andauernde peripherische Wachstum des Endosperms wird der Embryo vielmehr von seiner Anheftungsstelle losgerissen, das Endosperm umschliesst ihn auch an dem früher angehefteten Ende, umwallt ihn gewissermassen, und da das Wachstum an der Peripherie weiter fortdauert, kommt schliesslich der Embryo annähernd in die Mitte des Endosperms zu liegen, ähnlich wie ein Fremdkörper allmählich durch Umwallung in das Innere eines Baumes gelangen kann. Später bildet das Endosperm an seiner Peripherie Kork, der Embryo, welcher in seiner Ausbildung zunächst noch zurückgeblieben war, wächst heran, der Samen ist fertig und, wie oben erwähnt, sofort keimungsfähig. Ob die Samen überhaupt einer Ruheperiode fähig sind, habe ich für Crinum asiaticum nicht untersucht. Die von Crinum capense (Amaryllis longifolia hort.) keimten auch, wenn ich sie ganz trocken im Zimmer auf einem Tische liegen liess, nach kürzester Zeit aus, deshalb finden sich bei uns, obwohl die Pflanze (die im Freien aushält) reichlich Samen ansetzt, keine überwinternden jungen Pflanzen: der Winter überrascht und tötet sie im Beginn ihrer Entwickelung; das

Endosperm dagegen ist auch ohne Wasseraufnahme von aussen (welche durch die Korkschicht ohnedies sehr erschwert werden würde) wasserreich genug, um dem Embryo die Keimung zu ermöglichen. Hier sei noch darauf hingewiesen, dass auch bei einheimischen Pflanzen, welche an feuchten Standorten in der Nähe des Wassers leben, die Samenschale sehr dünn, die Keimung eine rasche ist. Bei Salix z. B. ist die Samenschale ein dünnes Häutchen und die Samen behalten ihre Keimfähigkeit höchstens vierzehn Tage, keimen aber, auf feuchten Sand ausgesäet, schon wenige Stunden nach der Aussaat.*)

Mit Crinum asiaticum haben einige Autoren eine Amaryllidee zusammengestellt, die von Gärtner als Bulbine asiatica beschrieben worden ist**) (z. B. Kunth, enum. plant. V, 548, Bischoff, Lehrbuch der Botanik I, pag. 480). Bei dieser Pflanze keimen die Samen oft innerhalb der Frucht, so dass die letztere statt mit Samen, mit den aus Keimung derselben hervorgegangenen Zwiebelchen erfüllt ist. Diese Pflanze also gehört, wenn auch, wie es scheint, nicht regelmässig, zu den lebendiggebärenden. Mit Crinum asiaticum aber hat sie, wie der ganze Fruchtknotenbau zeigt, sicherlich nichts zu thun.

Die zweite hierhergehörige Pflanze ist eine Aroïdee. Die Embryobildung der an sumpfigen Orten wachsenden Cryptocoryne ist bis jetzt nur aus Griffiths Schilderung bekannt.***) Leider gilt für diese, namentlich auch die Abbildungen, dasselbe, wie für manche andere Angaben des verdienten Forschers, das nämlich, dass man dieselben nur verstehen kann, wenn man das betreffende Objekt selbst untersucht hat; bis jetzt vermag ich aus Griffith nur soviel zu entnehmen, dass die Samen innerhalb des Fruchtknotens keimen und einen weit fortentwickelten, mit zahlreichen Blättern versehenen Embryo besitzen. Wie es scheint, handelt es sich also auch hier um eine lebendiggebärende Pflanze, deren Entwickelungsgeschichte zu kennen erwünscht wäre. Überhaupt werden wohl noch einige Aroïdeen hier-

---

*) Vgl. Marloth, Über mechanische Schutzmittel der Samen, Dissert. Rostock 1883, und Englers Jahrbücher IV, pag. 228 u. 230. Auch die Samen der Wasserlinsen keimen gewöhnlich in demselben Sommer, in welchem sie gebildet wurden, bei Lemna trisulca selbst innerhalb der Frucht; andererseits können dieselben aber, wie bei mehreren Arten festgestellt ist, auch eine, durch Austrocknung des Standortes bedingte Ruheperiode durchmachen (vgl. Hegelmaier, Die Lemnaceen, pag. 20).

**) Gärtner, De fructibus et seminibus plantarum I, pag. 42, Tab. 13.

***) Griffith, Notulae ad plantas asiaticas (posthumous papers part. III, pag. 134 f.). Icones plant. asiat. part. III, plate 170, 171, 172.

her zu rechnen sein, deren Standortsverhältnisse den oben beschriebenen gleichen. Als ich die Angaben über das Vorkommen der interessanten südamerikanischen Montrichardia arborescens las, vermutete ich sofort, dass dieselbe eine „lebendiggebärende“ Pflanze sein werde. So sagt z. B. Martin*): „Neben Rhizophoreen bilden das sogenannte „Mokko-mokko“ (Montrichardia arborescens) und brantimakká (Drepanocarpus lunatus), eine Papilionacee mit violetten Blumen, die Einfassung des Ufers, und zwar wechseln Mangrove und Montrichardia derart mit dem stachligen Gesträuch der Brantimakká ab, dass dieses an der konvexen, jenes an der konkaven Seite des Stromes vorkommen, denn weder die Rhizophoreen, noch die Aroïdeen können in starker Strömung wachsen. Deswegen wird auch das Mokko-mokko flussaufwärts stets geringer an Ausdehnung, und schliesslich sieht man nur noch vereinzelte Exemplare der Pflanze im Oberlaufe des Surinam auf den äussersten, stromabwärts gerichteten Endigungen der Inseln wachsen.“ Meine Vermutung über die Samenentwickelung dieser Pflanze (möglicherweise verhält sich auch die Brantimakká analog) wird bestätigt durch eine Notiz des verdienstvollen Autors der Gattung Montrichardia, Crüger. Im zweiten seiner „Westindischen Fragmente“**) sagt er bei Beschreibung der auf Trinidad wachsenden Montrichardia: „Der Stamm dieses Gewächses erhebt sich bis zu 25 Fuss, an feuchten und sumpfigen Gegenden, namentlich in der Nähe des Meeres, bildet die Pflanze gewöhnlich ganz undurchdringliche Wäldchen, wo kein andres Gewächs aufkommen kann. Die Frucht ist eine etwa kastaniengrosse, einsamige „bacca spongiosa“ — „embryo intra baccam excrescens“, was doch wohl soviel heissen soll, dass der Samen innerhalb der Frucht, so lange diese noch an der Pflanze sitzt, keimt.

Schliesslich möchte ich hier noch auf einige Verhältnisse „kryptogamer“ Pflanzen hinweisen, welche den oben beschriebenen Vorgängen beim „Lebendiggebären“ der Samen entsprechen. Sie finden sich ebenfalls bei Pflanzen, welche feuchte Standorte bewohnen. Bei Hymenophylleen ist es etwas sehr gewöhnliches, dass die Sporen innerhalb der Sporangien die ersten Keimungsstadien zurücklegen, regelmässig und von äusseren Verhältnissen unabhängig tritt dies ein bei zwei Lebermoosen, Pellia und Fegatella, beide, verschiedenen Abteilungen angehörig, haben das gemeinsam, dass bei ihnen die Spore im Spo-

*) Westindische Skizzen pag. 26.

**) Botan. Zeitung 1854 pag. 25.

rogonium schon zu einem chlorophyllhaltigen Zellkörper wird, also die ersten Keimungsstadien in demselben zurücklegt. Denn dass dieser Vorgang wirklich als Keimung zu betrachten ist, zeigt z. B. die Thatsache, dass bei anderen Lebermoosen, wie Frullania und (nach meinen unveröffentlichten Untersuchungen über Lebermooskeimung) bei Madotheca, die Sporen erst nach der Aussaat zu solchen Zellkörpern werden. Die biologische Bedeutung dieser Erscheinung lässt sich noch nicht mit Sicherheit übersehen, sie stellt eine Modifikation des gewöhnlichen Keimungsprozesses dar, welche, soweit die vorliegenden Thatsachen ein Urteil gestatten, bei anderen Lebermoosformen (mit normaler Protonemabildung) durch äussere Bedingungen hervorgerufen werden kann. Allgemein aber gilt, wie es scheint, auch für andere Pflanzen, dass die Keime solcher Pflanzen, welche feuchte Standorte bewohnen, auf rasche Keimung angewiesen sind.*) Das Lebendiggebären ist nur ein Spezialfall dieser, meiner Überzeugung nach ursprünglich durch die Eigentümlichkeit des Standorts selbst induzierten Eigentümlichkeit, welche bei den Rhizophoreen am höchsten gesteigert, bei einer grösseren Anzahl anderer Pflanzen (wie die obige Schilderung zeigt) in verschiedener Form und Abstufung auftritt.

Es wurde oben nachzuweisen gesucht, in welcher Beziehung diese Samenentwickelung zu den Standortsverhältnissen steht. Im Anschluss daran möchte ich noch bei zwei anderen Strandpflanzen ein Verhältnis kurz erwähnen, welches dem Keimling gestattet, in kurzer Zeit sich am Strande zu befestigen. Es geschieht dies dadurch, dass die Wurzeln zunächst in der Faserhülle der Frucht sich entwickeln; wenn sie dieselbe durchbrechen, so ist das Wurzelsystem schon ziemlich erstarkt, und kann so den Keimling rascher befestigen, als dies ohnedies der Fall wäre. Diese Entwickelung des Wurzelsystems findet aber erst nach dem Abfallen der Frucht statt, so bei der Kokosnuss; die merkwürdigen Gestaltungsverhältnisse des Kotyledons bei der Keimung und anderes kann hier als bekannt vorausgesetzt werden.

Ganz ähnlich wie die Kokosnuss verhält sich nun Barringtonia speciosa, eine Myrtacee, welche eine der grössten Zierden der indischen Strandvegetation ist. Der Stamm ist häufig niederliegend,

---

*) Es sei erinnert an die chlorophyllhaltigen Sporen von Osmunda und Equisetum, welche ihre Keimfähigkeit rasch verlieren, ebenso verhalten sich die der Hymenophyllen und die Sporen von Riccia, welche Austrocknung nicht vertragen. Marsilia und Pilularia gehören nicht hierher, sie sind periodisch austrocknenden Standorten angepasst.

so dass bei Flut die Krone nicht selten vom Wasser bespült wird. Die glänzenden, grossen Blätter bilden einen auffallenden Gegensatz zu den roten Blüten, und zwar sind es die Staubblätter, welche diese rote Färbung zeigen. Schon Rumpf (III, 179) sagt: „Deze root-verwige bloemen staan zeer zierlijk, onder dat see-groen loef, en as de draden (Staubblätter) afvollen makenze de grond onder den boom geheel rood.“ Die etwa faustgrosse Frucht ist vierkantig und zeigt unter einem lederigen Epikarp eine umfangreiche, der Faserschicht der Kokosnuss entsprechende Mittelschicht. Sie schliessen einen Samen mit sehr grossem Embryo ein, die Früchte werden durch Meeresströmungen verbreitet und an den Strand geworfen, wo sie sich, nach in Bentotte gemachten Wahrnehmungen, ganz ähnlich wie die Kokosnuss befestigen, d. h. die Wurzeln entwickeln sich zunächst in der (zugleich durch ihr schwammiges Gewebe das Schwimmen vermittelnden) Faserschicht der Fruchtwand. Hier wie bei der Kokosnuss muss die reichliche Anhäufung von Reservestoffen die rasche Entwickelung des Embryo begünstigen.

Zum Schluss sei hier noch die eigenartige Verbreitung eines Strandgrases erwähnt, welches bei der Befestigung des losen Sandes teilweise eine ähnliche Rolle spielt, wie auf den Dünen unsrer Küste Elymus und Psamma. Die Eigentümlichkeiten dieses Grases sind auch den Bewohnern der betreffenden Küsten aufgefallen, es heisst singhalesisch Maha-rawana-réwula*), sundanesisch (vgl. Miquel, Flora van nederlandsch Indië. III, 474) djoekoet lari lari „gramen currens“. Letztere Bezeichnung bezieht sich offenbar auf die eigentümliche Verbreitung der Früchte, oder richtiger Fruchtstände, und ist in der That eine ungemein bezeichnende, wie aus dem unten Mitzuteilenden hervorgehen wird. Zunächst sei erwähnt, dass die Geschlechterverteilung eine eigentümliche ist: die einen Exemplare tragen männliche, zu mehreren zweizeilig an einer Spindel sitzenden Ährchen, die anderen solche, deren nur in Einzahl an einer Spindel sitzende Ährchen mit einer Zwitterblüte abschliessen**), in der Achsel der dritten Spelze (gluma) dieser Ährchen sitzt noch eine männliche Blüte, wie dies ja bei dem Verwandtschaftskreis, in den Spinifex gehört, die Regel ist.

---

*) Vgl. Trimen, A systematic catalogue of the flowering plants and ferns etc. in Ceylon, No. 936. Nach Tennent (Ceylon I pag. 49) heisst dies „the great beard of Rawana (or Rama).“

**) Es wäre zu untersuchen, ob hier nicht vielfach Verkümmerung oder Sterilität der Staubblätter eintrat.

Diese Ährchen mit Zwitterblüten sitzen nun in einem sehr eigentümlichen Blütenstand vereinigt. Dieser stellt einen annähernd kugeligen Ball dar, bestehend aus langen, steifen und rauhen Borsten, an deren Basis die Ährchen sitzen, und ziemlich grossen, namentlich in der Peripherie stehenden Blättern, welche bei der Fruchtreife ohne Zweifel vertrocknet sind. Die Borsten strahlen scheinbar von einem Punkte aus, und sie spielen eine wichtige biologische Rolle. Zunächst fragt es sich, was sie eigentlich für Organe sind. Es wird nicht überflüssig sein, darauf einzugehen. Denn aus der neuesten Bearbeitung der Gramineen von Hackel*) ist darüber keine Auskunft zu gewinnen, es wird dort nur erwähnt, dass die weiblichen Ährchen von den stacheligen Tragblättern weit überragt seien. In der That sind aber die Tragblätter der weiblichen (resp. Zwitterblüten) Ährchen hier, wie bei anderen Gräsern, gewöhnlich ganz rudimentär und im fertigen Zustande nicht wahrnehmbar. Das lange, borstenförmige Gebilde (Taf. IX Fig. 4 *Rh*), an dessen Basis das „weibliche" Ährchen sitzt, ist vielmehr ein Achsenorgan, die „Spindel" oder Rhachis, an der das Ährchen befestigt ist, nur dass diese Sprossachse hier eine ungewöhnliche Entwickelung erfahren hat. Dies wird durch die Entwickelungsgeschichte bestätigt. Fig. 4 Taf. IX stellt einen jungen Teilblütenstand dar. An der Spindel *Rh*, welche jetzt schon ziemlich lang ist, sitzt unten die Anlage des weiblichen Ährchens (*A*), an dem noch keine Spelzen entwickelt sind, auch ein Deckblatt ist nicht sichtbar; ihm gegenüber, in der Achsel eines Blattes, welches sich zu einem der oben erwähnten breiten, leichten Blätter entwickelt, ist die Anlage eines Achselsprosses, aus dem sich ein neuer Inflorescenzzweig entwickelt; darauf wird unten kurz zurückzukommen sein. Oben an der Spindel, an der das Ährchen sitzt, sind bei *u* noch die Anlagen weiterer Organe: rudimentäre Deckblätter und ihre Achselsprosse, welche sich in den männlichen Blütenständen**) zu Ährchen entwickeln, hier aber verkümmern. Dieser ganze obere Teil vertrocknet später und fällt ab, die blütenleere Region der Spindel *S* aber wächst gewaltig heran zu der oben erwähnten, in Fig. 5 Taf. IX in natürlicher Grösse

---

*) In Engler und Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien II, 2. pag. 38. Kunth enum. pl. vol. I, pag. 174 gibt den Sachverhalt, was die Spindeln belangt, richtig an.

**) Ich habe die Entwickelung derselben nicht untersucht, aber schliesse auf Grund der Beschreibung der fertigen Blütenstände (wie ich glaube mit Sicherheit) auf oben erwähntes Verhältnis.

dargestellten Borste. Es sei nur noch auf die Verkettung der Sprosse hingewiesen, wie sie der in Fig. 6 Taf. IX abgebildete Querschnitt zeigt. Hier ist I der Querschnitt einer Spindel (das zugehörige weibliche Ährchen ist nicht gezeichnet), diese bringt eine neue Spindel II als Achselspross hervor, die ihrerseits ein Ährchen (*A*) und eine neue Spindel III produziert, welch letztere sich dann ebenso verhält, *v v* sind die (wahrscheinlich aus zweien verwachsene) Vorblätter, *x* ein Achselspross des zu II gehörigen Vorblattes resp. des einen Komponenten dieses Vorblattes.

Die Thatsache, dass die Inflorescenzäste, welche weibliche Ährchen hervorbringen, nur eines, die, an denen männliche sitzen, deren mehrere tragen, und dass die Verminderung im erstern Falle auf Verkümmerung beruht, ist bei den Gräsern nicht vereinzelt. Ich erinnere nur an Coix, wo ich dasselbe früher nachgewiesen habe.*) Auch dass ährchenlose Spindeln eine biologische Rolle spielen, kommt bei anderen Arten vor, ich verweise auf die in der unten angeführten Arbeit geschilderten Verhältnisse bei Setaria, Pennisetum, Cenchrus. Die erstgenannte Thatsache können wir vergleichen mit der, dass in den Makrosporangien der heterosporen Gefässkryptogamen die Makrosporen in viel geringerer Zahl als die Mikrosporen gebildet werden. Teleologisch gesprochen handelt es sich in beiden Fällen darum, durch Vermehrung der männlichen Organe die Befruchtung zu sichern, den weiblichen aber möglichst viele Bildungsstoffe zur Verfügung zu stellen.

Kehren wir zum biologischen Verhalten von Spinifex zurück, so bildet also der ganze Komplex von Spindeln, Ährchen und Blättern eine Art Ball. Der ganze Ball ist sehr leicht, und bietet, da die Inflorescenzzweige ziemlich grosse Deckblätter haben, dem Winde eine ziemlich grosse Fläche dar. Schon Rumpf sagt (VI, pag. 6): Dies Gras, welches einen Blütenkopf von der Grösse bilde, dass ein Mann denselben kaum mit der Hand umfassen könne, diene den Eingeborenen nur zum Spiel, die abgelösten Köpfe werden nämlich von dem Winde fortgetrieben, „als of de nikker agter hem was" („quasi diabolus istud prosequeretur") und er schlägt sehr treffend für das Gras den Namen „Windball" vor. Da nun die Fruchtstände als Ganzes sich ablösen, so ist klar, dass dadurch die Ausbreitung des Grases sehr befördert werden muss. Die elastischen „Dornen" (auf

---

*) Beiträge zur Entwickelungsgeschichte einiger Inflorescenzen, Pringsheims Jahrb. XIV.

denen der Ball rollt) sind eben die oben erwähnten unfruchtbaren Spindelenden, welche innen meist hohl, aber in der Peripherie mit Steifungsgewebe versehen sind. Ich möchte hier, da ich die Pflanze nur mit jungen noch nicht zur Fruchtbildung gelangten Blütenständen sammelte, die anschauliche Schilderung in Tennent Ceylon I, pag. 49 anführen, wobei ich bemerke, dass ich eine Verbreitung der Fruchtstandbälle auf dem Meere nicht beobachtet habe. „When the seeds are mature, and ready for dispersion, these heads become detached from the plant, and are carried by the wind with great velocity along the sands, over the surface of which they are impelled on their elastic spines. One of these balls may be followed by the eye for miles as it hurries along the level shore, dropping its seeds as it rolls, which speedily germinate, and strike root where they fall. The globular heads are so buoyant as to float lightly on the water, and the uppermost spines acting as sails, they are thus carried across narrow estuaries to continue the process of embanking on newly formed sand bars." So verbreiten sich die Früchte dieser tropischen Strandpflanze ähnlich wie manche Wüstenpflanzen (z. B. Anastatica hierochuntica, Selaginella involvens) und die Vegetationskörper der Flechte Lecanora esculenta, deren kugeliger Thallus ebenfalls durch den Wind fortgerollt werden kann; bekannt ist ja, dass die zuweilen massenhaften, durch Stürme resp. durch Regen bewirkte Ansammlungen dieser Flechte zur Sage von „Mannaregen" Veranlassung gegeben haben.

Zusatz.

Wenn ich eine Pflanze, welche an vielen Stellen des tropischen Asiens und darüber hinaus, von den Gangesmündungen bis zu den Philippinen, Neu-Guinea und Nord-Ost-Australien oft weite Strecken überdeckt, die Palme Nipa fruticans hier nur anhangsweise erwähne, so geschieht dies, weil über die Art und Weise der Keimung derselben noch keine hinreichend genauen Angaben vorliegen; ich selbst habe leider versäumt, darauf zu achten. Die genannte Palme sieht einer stammlosen Sagopalme von weitem sehr ähnlich, sie wächst namentlich an sumpfigen, den Gezeiten zugänglichen Flussmündungen und begleitet die Flüsse auch eine Strecke weit in das Innere hinein. Schon Rumpf hat (H. A. I, pag. 70) darauf aufmerksam gemacht, dass durch Überschwemmungen oft ganze Pflanzen entwurzelt und von der

See fortgeführt werden, und wenn sie an einen geeigneten Platz getrieben werden, sich dort einwurzeln können. Dass auch die Früchte wie bei der Kokospalme und Barringtonia speciosa etc. durch Meeresströmungen verbreitet werden, kann keinem Zweifel unterliegen, man findet dieselben häufig angeschwemmt und zwar die ganzen, aus dichtgedrängten Früchten bestehenden Fruchtstände. Darüber findet sich eine Angabe bei Blume (Rumphia III, pag. 87), „neque alia est fructuum ratio, qui late per mare dijiciuntur, neque prius a spadice sejunguntur, quam germinatio eo provecta est, ut aqua marina corculo non amplius nocere possit. Hi longo post florationem tempore ad plenam maturitatem perveniunt, tumque ut diximus aliquot insuper annos inchoata germinatione axi spadicis adhaerent.“ Was zunächst Blumes Angabe, die Keimung schreite an der dem Spadix befestigten Frucht soweit fort, bis das Salzwasser dem Keimspross nichts mehr schaden könne, so ist dies offenbar nur eine teleologische Zurechtlegung, die näheren Umstände der Keimung aber sind seinen Angaben nicht zu entnehmen, weder ob die Keimung schon an schwimmenden Fruchtständen eintritt oder nicht, noch ob (und bejahendenfalls welche) biologische Bedeutung die von ihm angeführte Thatsache hat. Ich führe diesen Fall nur an, um vielleicht Anlass zur Aufklärung desselben zu geben.

II.

Dem, welcher die Rhizophorenvegetation z. B. an den Flussmündungen Ceylons untersucht, müssen eigentümliche, aus dem schlammigen Flussrande vertikal hervorragende Gebilde auffallen. Man hält dieselben wohl zunächst für die abgestorbenen Stämme irgend einer Sumpf- resp. Wasserpflanze, aber niemals bemerkt man an ihrer Spitze irgendwelche Andeutungen von Blattorganen. Verfolgt man ihren Ursprung, so stellt sich heraus, dass dieselben aus im Schlamme kriechenden Wurzeln eines den Myrtaceen angehörigen Baumes, der Sonneratia acida entspringen. Sonneratia ist ein Baum, der an sumpfigen Stellen im tropischen Indien weitverbreitet ist, namentlich wächst er auch an steinigen Ufern, wo Mangroven nicht vorkommen, und verträgt offenbar das Salzwasser gut, denn die Standorte des

Baumes werden von der Flut nicht selten bespült, so dass die oben erwähnten Gebilde und der untere Teil des Stammes von Wasser bedeckt sind. Schon Eberhard Rumpf kannte diese eigentümlichen Organe von Sonneratia. Er sagt von diesen Bäumen, welche von den Malayen mit den Mangroven als „mangi" bezeichnet werden (mangi mangi padomara auch Brappat, vgl. Miquel, Flora van nederl. Indië I, 496): „Dieser Baum trägt keine schlangenförmigen Wurzeln, wie die vorhergehenden Arten (die echten Mangroven) — — sondern der ganze Boden um diesen Baum herum ist besetzt mit unzähligen aufrechten, zugespitzten Hörnern, welche eine Spanne oder einen Fuss lang über die Erde hervorragen, und so nahe aneinander stehen, dass man kaum einen Fuss dazwischen setzen kann. Dicht um den Stamm herum sind sie nur wenig oder gar nicht vorhanden, aber eine Elle von dem Stamme weg erscheinen sie, und je mehr sie vom Stamme entfernt sind, desto grösser werden sie." Ich habe diese etwa 200 Jahre alte Schilderung hier angeführt, weil sie ein anschauliches Bild des in Rede stehenden Verhältnisses bietet. Was sind nun diese Gebilde, und welche Bedeutung haben sie für das Leben der Pflanze? Diese Fragen habe ich früher*) dahin beantwortet, dass es sich hier um Wurzeln handelt (welche allerdings in ihrer Wachstumsrichtung von der gewöhnlichen sehr abweichen) und die Aufgabe haben, als Atmungsorgane zu dienen, also den im zähen, sauerstoffarmen Schlamme kriechenden Wurzeln Sauerstoff zuzuführen. Diese letztere Annahme wird namentlich dadurch gestüzt, dass (abgesehen von anderen Sonneratia-Arten) auch die oben erwähnte Verbenacee Avicennia diese eigentümliche Wurzelbildung zeigt, und ich zweifle gar nicht daran, dass sie auch sonst verbreitet ist; einige Beispiele sollen unten noch angeführt sein.

Dass es sich bei Sonneratia um Wurzeln handelt, ergibt sich aus dem anatomischen Bau, welcher ausführlicher hier nicht geschildert zu werden braucht. Wenn diese Luftwurzeln über die Erde resp. den Wasserspiegel hervortreten, haben sie etwa die Dicke eines starken Gänsefederkiels und sind von weisslicher Farbe, durch welche man das Grün der Rinde hindurchschimmern sieht. Die weisse Farbe rührt daher, dass die Wurzeloberfläche bedeckt ist mit zarten, sich abblätternden Korkhäuten, zwischen denen Luft enthalten ist.

*) Über die Luftwurzeln von Sonneratia, Berichte der deutschen botan. Gesellschaft IV, pag. 249; ferner: Sitzungsber. der naturf. Gesellsch. in Rostock, Dez. 1886 (Über die Rhizophorenvegetation).

Es wird darauf unten zurückzukommen sein. Die älteren Luftwurzeln sind in der Mitte angeschwollen, also spindelförmig, welche Länge sie erreichen können, zeigt ein Beispiel: Länge 1 $^{1}/_{2}$ Meter, grösster Durchmesser 4 Centimeter, ohne Zweifel kommen noch grössere Masse vor. Der untere Teil der Wurzel steckt im Schlamme, dieser Teil ist dünner und besitzt eine schwammige, mit grossen Intercellularräumen versehene Rinde und einen nur wenig entwickelten Holzkörper. Bei den in die Luft ragenden Teilen der Wurzel bildet dagegen der weiche, sehr leichte Holzkörper die Hauptmasse, die Rinde ist verhältnismässig dünn. Diese spindelförmigen Luftwurzeln (die „Hörner“ Rumpfs) entspringen nun, soweit meine Beobachtungen reichen, niemals von dicken, holzigen Wurzeln, sondern von dünnen, im Schlamme kriechenden, mit schwammiger Rinde versehenen. Daraus erklärt sich das Fehlen der Luftwurzeln in der Nähe des Stammes, wo nur die dicken, holzigen Wurzeln sich finden. Mit welcher Zähigkeit diese Luftwurzeln ihre Wachstumsrichtung festhalten, geht z. B. daraus hervor, dass, wenn die Spitze dieser Luftwurzeln verletzt wird, sich eine oder mehrere Nebenwurzeln bilden, welche, ebenfalls von der Erdoberfläche weg in die Luft hineinwachsend, ihre Spitze nach oben kehren.

Auch Avicennia bietet durch diese Luftwurzeln ein charakteristisches Bild. Es sieht sehr eigentümlich aus, wenn ein Baum von Avicennia officinalis allein steht, und er rings umgeben ist von zahlreichen dünnen, Spargeltrieben ähnlichen Luftwurzeln.

Was nun die Funktion derselben anbelangt, so habe ich für meine oben mitgeteilte Behauptung, dass diese Luftwurzeln Atmungsorgane seien, welche den im zähen, sauerstoffarmen Schlamme kriechenden Wurzeln gestatten, mit der Atmosphäre in Verbindung zu treten, einen experimentellen Beweis nicht erbracht, und ein solcher wird auch nicht ganz leicht zu führen sein. Die Gründe, welche ich dafür angeführt habe, sind den Standortsverhältnissen, dem anatomischen Bau und Erfahrungen bei der Kultur von Pflanzen entnommen. Erstere zeigen, dass es sich um Bäume handelt, welche auf zeitweilig überschwemmtem Strande oder sumpfigem Standorte wachsen, und wie ich früher anführte, ist diese Erscheinung keine vereinzelte. Die kegelförmigen Auswüchse, welche bei der amerikanischen Sumpfcypresse (Taxodium distichum) sich bilden, sind höchst wahrscheinlich ebenfalls aus dem Boden herauswachsende Seitenwurzeln. Sie erreichen hier verhältnismässig beträchtliche Höhe,

und bilden sich um so reichlicher, je feuchter der Standort ist. An einem alten Exemplare des Marburger Gartens, welches entfernt vom Wasser steht, fehlen dieselben zum Beispiel, während sie an sumpfigen Standorten offenbar nicht selten sind.

Aus dem Schlamme hervorwachsende schwammige Wurzeln beobachtete ich ferner bei Jussiaea grandiflora, wahrscheinlich ist der Bau der letzteren ein ähnlicher, wie ihn neuerdings Scott und Wager*) für die Wurzeln von Sesbania aculeata beschrieben haben. Ferner finden sich solche Luftwurzeln bei Exemplaren von Saccharum officinarum, welche im Topfe feucht gehalten werden, und bei einigen Palmen. Namentlich wenn Palmen versetzt werden, treten solche über die Erde herauswachsende Wurzeln zahlreich auf, und zwar deshalb, wie ich glaube, weil die Gärtner versetzte Palmen sehr feucht zu halten pflegen. Auch von Wasserpflanzen habe ich analoge Beispiele angeführt, z. B. von Rumex Hydrolapathum, welcher, tief in Wasser eingepflanzt, lange, dem Wasserspiegel zuwachsende (an der Spitze eine nach unten konkave Krümmung zeigende) Wurzeln gebildet hatten. Alle diese Erscheinungen bedürfen noch genauer experimenteller Prüfung. Hier sei nur erwähnt, dass das Herauswachsen von Wurzeln über den Boden an und für sich noch nichts besonders Auffallendes wäre. Denn wir wissen durch Sachs**), dass Nebenwurzeln zweiter Ordnung bei Bohnen etc. überhaupt nicht geotropisch sind, und deshalb, wenn sie in der Nähe der Bodenoberfläche entspringen, vorausgesetzt, dass die Luft feucht genug ist, auch über den Boden hervorwachsen können. Das sind aber doch nur ephemere Erscheinungen, entweder vertrocknen derartige Wurzeln, oder sie wenden sich vermöge ihres Hydrotropismus wieder der Erdoberfläche zu (vgl. Sachs a. a. O.). Bei Sonneratia und Avicennia aber finden wir derartige Wurzeln offenbar oft (namentlich bei Sonneratia) jahrelang fortwachsend und gegen Austrocknen geschützt durch einen Korküberzug (auch die Wurzelspitze ist, wie es scheint, durch verkorktes Gewebe geschützt). In dieser Korkhülle aber sind zugleich Einrichtungen vorhanden, welche einen Gasaustausch mit der Atmosphäre ermöglichen. Am eigentümlichsten sind dieselben bei Sonneratia. Es bilden sich hier an den in die Luft ragenden Teilen keine dicken Korklagen, sondern nur dünne Korkhäute aus, welche voneinander

*) Annals of botany I, pag. 307.

**) Sachs, Über das Wachstum der Haupt- und Nebenwurzeln, Arbeiten des botan. Instituts in Würzburg I, pag. 632 ff.

durch lockeres Gewebe getrennt sind. Betrachten wir z. B. Fig. 61 *A*. Hier liegt das Teilungsgewebe, aus welchem neue Korklagen hervorgehen, bei *K*; unterhalb desselben finden sich Rindenzellen. Nach aussen aber hat das Korkkambium nicht wie sonst lückenlos zusammenhängende, tafelförmige Korkzellen gebildet, sondern ein lockeres, intercellularraumreiches Gewebe, dessen einzelne Zellen sich gegeneinander abgerundet haben, und nur noch an wenigen Stellen miteinander in Verbindung stehen. Es entspricht dieses Gewebe den

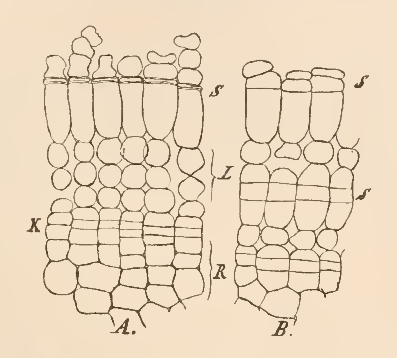


Fig. 61. Sonneratia acida. Querschnitt durch die äussere Region der Luftwurzeln. *s* flache Korkzellen, *L* Luftschicht, *R* Rindengewebe.

„Füllzellen“ der Lenticellen, die ja auch Stellen darstellen, an denen der Korkmantel durchbrochen ist, und die Aufgabe haben, eine Verbindung der inneren Gewebelagen mit der Atmosphäre zu ermöglichen. Weiter nach aussen kommen dann Korkzellen, von denen aber nur die mit *S* bezeichneten die Gestalt gewöhnlicher tafelförmiger Korkzellen haben,*) die unteren sind langgestreckt, und durch diese Streckung muss eine Abhebung der Korkhaut von dem innern Gewebe bewirkt, vielleicht auch die Ablösung weiter nach aussen liegender Korkhäute eingeleitet werden. Die lockeren Zellen des lufthaltigen Füllgewebes sind nicht verkorkt. Nach aussen liegen auf dem Kork noch Reste älteren Luftgewebes, dessen Zellen sich natürlich leicht voneinander trennen, und so eine Abblätterung der Korkhäute bewirken. Fig. 61 *B* zeigt, dass das Korkgewebe in verschiedener

*) Ihre Wand ist absichtlich dicker, als es der Wirklichkeit entspricht, gezeichnet.

Mächtigkeit auftreten kann, es liegen hier drei Korkhäute übereinander, welche je durch nur eine Lage von Luftgewebe voneinander getrennt sind. Ebenso können übrigens auch aus mehr Schichten bestehende Korklagen auftreten, die aber aus dünnwandigem Korke bestehen.

Bei Avicennia ist ein dickerer Korkmantel vorhanden, aber er ist durch Lenticellen unterbrochen, zwischen deren lockerem Füllgewebe Intercellularräume vorhanden sind, welche die Lufträume im Innern mit der Atmosphäre verbinden.

Diese Einrichtungen sind es, welche meine oben dargelegte, auch von anderen angenommene Auffassung der Funktion der eigenartigen Luftwurzelbildung dieser tropischen Strandpflanzen im Verein mit den anderen angeführten Thatsachen unterstützen, die Verbreitung dieser, bei Pflanzen, welche systematisch nicht näher verwandt sind, auftretenden Erscheinung bedarf ausgedehnterer Untersuchung.

Anmerkungen.

---

1) Rumpfs Angaben im „Herbarium Amboinense" werde ich im folgenden noch öfter zu citieren Gelegenheit haben. Er eröffnet die Reihen der Botaniker, welche sich um die botanische Erforschung des malayischen Archipels Verdienste erworben haben, ich erinnere hier nur an Reinwardt, Blume, Junghuhn, Hasskarl, Miquel, Beccari, Treub.

Diejenigen, welche sich für Rumpfs höchst anziehende Persönlichkeit und Lebensschicksale näher interessieren, verweise ich auf die, an interessanten Originaldokumenten von ihm und über ihn reiche Skizze von P. A. Leupe: Georgius Everardus Rumphius, ambonsch natuurkundige der zeventiende eeuw (Natuurk. Verhandl. der Kon. Akademie, Deel XIII.)

Seiner eignen Angabe nach stammt Rumpf (der Name ist auch jetzt noch in Hessen nicht selten und ohne Zweifel nach damaliger Sitte nur in Rumphius latinisiert) aus dem Hanauischen. Er kam 1652 im Dienste der niederländisch-ostindischen Kompanie nach Ostindien und zwar nach Amboïna. Seiner eignen Angabe gemäss haben ihn hauptsächlich naturwissenschaftliche Interessen nach Indien gezogen, wo er, nachdem sich erwies, dass er „tot de militaire chargie niet wel gehumeurt was" eine Stellung als „koopman" erhielt. Seine Vorgesetzten schildern ihn als „een man van nuchteren bequaemheyt, en voor al van een conscientieux en oprecht gemoet." Wie sehr ihm seine Studien am Herzen lagen, ergibt sich aus einer Eingabe, in welcher er sagt, dass er durch dieselben dem Gemeinwohl ebenso zu nützen suche, als in seinem Amt, „welcke masque ick voor dese tyt dragen moet, om het dagelyxse broot voor my en de myne te winnen." Im Jahre 1670 hatte er das Unglück zu erblinden, was der Überanstrengung bei seinen Arbeiten und seinem Gehen in der Sonnenhitze zugeschrieben wurde. Dazu verlor er 1674 bei einem Erdbeben seine Frau und seine jüngste Tochter, und als ob des Unglücks noch nicht genug gewesen wäre, büsste er 1687 durch einen Brand einen grossen Teil seiner Bücher, Handschriften und Sammlungen ein, darunter auch die Zeichnungen zum Herbarium Amboinense. Durch alle diese Unfälle nicht abgeschreckt, lies Rumpf das Vernichtete ergänzen. Sechs Bücher des „Herbarium" wurden 1692 nach Holland gesandt, aber das Schiff, welches sie trug, ging unter! Glücklicherweise war eine Abschrift vorhanden und das ganze Werk gelangte 1697 nach Holland. 1702 am 15. Juni starb Rumpf im Alter von 75 Jahren. Seine Leiche wurde nicht, wie dies sonst üblich war, in der Kirche beigesetzt, sondern an einem, von ihm dazu schon vor

Jahren ausgesuchten Platz. Die Vorsteher der Ostindischen Kompanie thaten nichts, um die Arbeit von Rumphius, obwohl sie deren „bysondere curieushyt" anerkannten, zu veröffentlichen. Erst im Jahre 1736 wurde dem Professor Burmann die Erlaubnis zur Veröffentlichung erteilt, mit der Bedingung, dass dies der Kompanie keine Kosten verursache und alle, derselben etwa nachteilige Stellen wegbleiben sollten. Die Ausgabe des „Herbarium" erfolgte 1741—1750 lateinisch und holländisch. Es war von Rumpf ursprünglich lateinisch geschrieben, dann ins Holländische übertragen, nach welchem Burmann wieder einen lateinischen Text beifügte.

2) Über Rhizophora ist zu vergleichen: Warming, Tropische Fragmente II, Rhizophora Mangle L. in Englers botan. Jahrbüchern. IV. Bd., 1883. Daselbst ist auch weitere Litteratur angegeben.

3) Über die Samenbildung der Amaryllideen vergl. Hofmeister (Neue Beiträge zur Kenntnis der Befeuchtung und Embryobildung in Abhandl. der math.-physik. Kl. der Königl. Sächs. Akad. d. Wissensch., 1856) und Prillieux (Ann. d. scienc. nat. 4e sér. 1858 t. IX), ferner A. Braun in dem Anhang zu der Abhandlung „Über Polyembryonie und Keimung von Coelebogyne (Abhandl. d. Akad. d. Wissensch. in Berlin 1859). Verschiedene Angaben dieser Autoren werden durch meine oben mitgeteilte Untersuchung nicht bestätigt. So die Annahme Hofmeisters, dass bei Crinum capense (Am. longifolia) ein Integument vorhanden sei, die Prillieuxs, dass die braune, den Samen umgebende Haut das übriggebliebene Gewebe des Nucellus sei etc.

III.

EPIPHYTEN.



Die biologischen Erscheinungen, welche im Folgenden zunächst*) geschildert werden sollen, beziehen sich auf das Zusammenleben verschiedener Pflanzen, nicht auf ein einfaches Nebeneinandervorkommen derselben. Ein solches Zusammenleben findet in der verschiedensten Abstufung statt, es ist am äusserlichsten bei denjenigen Pflanzen, welche sich auf der Oberfläche anderer angesiedelt haben, ohne auf denselben etwas andres zu finden, als einen günstigen Standort. Die Epiphyten entnehmen den Pflanzen, auf denen sie wachsen, keine Stoffe (abgesehen allenfalls von Verwitterungsprodukten der äusseren toten Rindenschichten), sie sind auch nicht an bestimmte Pflanzenformen gebunden. Dies ist dagegen bei denjenigen Pflanzen der Fall, welche mit anderen Pflanzen oder selbst Tieren im Verhältnis der „Symbiose" stehen. Es handelt sich hierbei ausschliesslich um niedere Pflanzen, welche im Körper anderer Pflanzen oder Tiere sich ansiedeln, auch hier grösstenteils, ohne denselben irgend etwas zu entziehen, in einigen Fällen, wie z. B. bei den Flechtenpilzen, bringen sie ihrem Wirt sogar direkt Vorteil, während die Parasiten als Schmarotzer auf oder in demselben leben. Früher wurden Epiphyten und Parasiten nicht auseinandergehalten, es spricht sich dies noch in der systematischen Benennung mancher mit dem Speciesnamen „parasitica" (resp. parasiticus) bezeichneten Epiphyten aus. Zunächst seien die Epiphyten geschildert, während die Besprechung der Erscheinungen der Symbiose direkt zu der des Parasitismus überleiten wird.

I. Epiphyten.

Epiphyten und Parasiten wurden, wie erwähnt, früher nicht auseinandergehalten, und in populären Darstellungen ist auch jetzt noch vielfach von parasitischen Orchideen, Bromeliaceen u. s. w. die Rede, nur weil diese Pflanzen vielfach auf Baumästen wachsen, eine

*) Die Abschnitte über Symbiose und Parasitismus sind vorläufig weggelassen worden.

Bezeichnung, welche nach der oben gegebenen Definition eine durchaus unzulässige und oberflächliche ist, sie findet sich aber jetzt noch teilweise in systematischen Werken, obwohl bei weitem die meisten Epiphyten gelegentlich auch im Boden, auf Steinen u. dgl. wachsen können.

Vergegenwärtigen wir uns die Lebensbedingungen einer epiphytischen Pflanze, welche mit der Erde in keiner Verbindung steht (manche Epiphyten senden, wie später gezeigt werden soll, Wurzeln in dieselbe herab), so leuchtet ohne weiteres ein, dass bei ihr die Versorgung mit Wasser und mit den in der Erde enthaltenen anorganischen Nährstoffen eine ungünstigere ist, als bei den im Boden wachsenden Pflanzen. Manche Epiphyten zwar, welche sich in den Humusmassen oder zwischen den Moospolstern ansiedeln, die sich auf Bäumen, namentlich in den Tropen, vielfach vorfinden, sind in annähernd denselben Verhältnissen, wie im Boden festgewurzelte Pflanzen, bei ihnen finden wir auch keine besonderen, sie von anderen Pflanzen unterscheidenden „Anpassungen", ebensowenig als bei den Pflanzen, welche bei uns zuweilen in Astlöchern alter Weiden etc. wachsen. Viele Epiphyten aber zeigen merkwürdige Einrichtungen, welche ihnen auch unter scheinbar ungünstigen Bedingungen ihre Existenz ermöglichen. Wir sehen sie ausgerüstet mit besonderen Organen, in denen sie Wasser für die Zeit des Bedarfs aufspeichern können, andere besitzen Vorrichtungen, mittelst deren sie selbst sich auf dem Baume einen Boden schaffen können, indem sie Humus sammeln, und solche, mit denen sie im stande sind, sich auf ihrem Substrate zu befestigen; die merkwürdigsten dieser Einrichtungen sollen, soweit sie bis jetzt erkannt sind, hier zur Darstellung gelangen.

In unserm Klima treten die Epiphyten nur ausserordentlich wenig hervor, und dies wird ohne Zweifel bedingt durch die gerade zur Zeit der lebhaftesten Vegetation relativ grosse Trockenheit. Die einheimischen Epiphyten werden dargestellt durch Flechten und Moose, wie man sie auf Baumrinden ganz allgemein antrifft. Noch auf glatter Buchenrinde trifft man Krustenflechten und namentlich zwei Lebermoose, die Frullania dilatata und Radula complanata. Die Flechten sowohl wie diese Moose sind den Baumrinden dicht angedrückt, sie können dadurch nicht nur fester auf der Rinde haften, sondern das am Baume bei Regen herabrieselnde oder als Tau auf demselben niedergeschlagene Wasser auch leichter und rascher aufnehmen. Sie

sind dadurch ausgezeichnet, dass sie nur bei hinreichender Feuchtigkeit vegetieren, aber nicht zu lange dauernde Perioden der Austrocknung zu überstehen vermögen, wie dies auch bei nichtepiphytischen Flechten und Moosen (aber keineswegs bei allen) der Fall ist, namentlich manche Lebermoose, welche an feuchten Standorten wachsen, sind gegen Austrocknen ganz ausserordentlich empfindlich. Es ist leicht verständlich, dass in feuchten Wäldern, wie sie bei uns in den Bergen sich finden, auch die Zahl der epiphytischen Moose wächst, und dass dieselben in trockenen hauptsächlich auf der Wetterseite der Bäume sich ansiedeln. Ebenso ist es eine bekannte Erfahrung, dass in feuchten Gebirgsgegenden die Zahl epiphytisch wachsender Flechten eine grössere ist, namentlich die der von Bäumen herabhängenden Formen, welche bezüglich der Wasseraufnahme in ungünstigeren Bedingungen als die der Baumrinde angedrückten, und der Austrocknung mehr ausgesetzt sind, als die letzteren. Selbst Farne können in feuchten Gebirgswäldern in unseren Breiten als Epiphyten auftreten, wenigstens sah ich vor Jahren in einer feuchten Schwarzwaldschlucht bei Schönmünzach Polypodium vulgare auf Baumstämmen in ziemlicher Höhe wachsen. Ebenso wächst dieser Farn in der Nähe der See, wo eine grössere Luftfeuchtigkeit herrscht, ohne alle Beschattung (z. B. auf der Insel Norderney), eine Thatsache, die ich deshalb hier anführe, weil man vielfach unsere einheimischen Farne als spezifische Schattenpflanzen betrachtet, da sie besonders in schattigen Waldschluchten gut gedeihen, eine Thatsache, die meiner, auch durch Kulturerfahrungen gestützten Ansicht nach hauptsächlich auf die grössere, an den angegebenen Standorten herrschende Feuchtigkeit zurückzuführen ist.

Eine ganz andre Rolle, als in unseren Breiten, spielen die Epiphyten in den Tropen, dort bilden sie nebst den Lianen geradezu eines der am meisten charakteristischen Merkmale der Vegetation. Zu den Moosen und Flechten treten hier zahlreiche Farne, Lycopodiaceen, Bromeliaceen, Orchideen, Rubiaceen, Melastomaceen und Angehörige anderer Familien der Samenpflanzen, welche die Äste der Bäume oft dicht bedecken, und trotz ihres scheinbar ungünstigen Standortes oft sehr bedeutende Grösse erreichen, so finden wir das unten näher zu erwähnende Asplenium Nidus nicht selten auf dünnen Lianen angesiedelt, und doch mit zahlreichen, über zwei Meter langen Blättern versehen. In der That bietet das epiphytische Wachstum trotz der oben hervorgehobenen Nachteile eine Anzahl von Be-

dingungen, welche die grosse Verbreitung desselben erklärlicher erscheinen lassen. Für jede grüne Pflanze ist bekanntlich das Licht eine unentbehrliche Bedingung des Gedeihens, nur unter seinem Einfluss kann ja die Pflanze sich aus der Kohlensäure der Atmosphäre den Kohlenstoff aneignen, der in allen organischen Verbindungen sich findet. Auf dem Boden tropischer Urwälder aber herrscht ein mehr oder minder tiefes Halbdunkel, die dichten Kronen der hohen Bäume lassen von den senkrecht auf sie fallenden Lichtstrahlen nur ein sehr geschwächtes Licht hindurchtreten. Am auffallendsten kommt das zum Bewusstsein, wenn durch den Sturz hoher Bäume eine Lichtung — in vollster Bedeutung des Wortes — im Walde entstanden ist, die Kronen der gefallenen Bäume zeigen sich dann dicht bedeckt mit Epiphyten, welche hoch über dem Boden unter günstiger Beleuchtung vegetieren und, wo sie in grosser Masse auftreten, oft genug zum Zusammenbrechen des Baumes durch ihr Gewicht beitragen. Auch in den Tropen ist die Zahl der Epiphyten übrigens in der feuchten Bergregion am grössten, und die zierlichen, in manchen Formen äusserlich den Moosen ähnlichen Farne aus der Abteilung der Hymenophylleen sind gegen die trockne Luft so empfindlich, dass man sie von einer frisch gemachten Lichtung aus weit in den Wald hinein abgestorben finden kann. Es ist dies nicht zu verwundern, da das Blatt dieser Pflanze ausserordentlich dünn ist. In dieser durch Niederschläge und Wolkennebel feuchten Region sind alle Stämme und Zweige, ja auch viele Blätter, mit Epiphyten bedeckt, welche bald flache Überzüge, bald Polster und Kissen bilden, oder in langen Zotten herunterhängen (wie dies in unseren Gebirgswäldern mit den Bartflechten [Usnea u. a.] der Fall ist).*)

Es sind bei den Epiphyten hauptsächlich die Samen und (bei den kryptogamischen Formen derselben) die Sporen, durch welche sie sich verbreiten. Die Art dieser Verbreitung bietet anderen Pflanzen gegenüber nichts Eigentümliches, sie erfolgt wie bei diesen durch Luftströmungen, Wasser (hier speziell Regengüsse) und Tiere, letzteres bei solchen Früchten resp. Samen, welche mit Fruchtfleisch versehen

*) Sehr drastisch — sogar in Versen — schildert Rumpf den Epiphytenreichtum, namentlich die Moose der Bergregion Amboïnas (H. A. VI, pag. 89):

„De ranke stammen zyn van mos wel dik in d'ogen
Maar hebben menig mensch met haaren schyn bedrogen
Want als een Reiziger zyn lyf daartegen leent,
Zo zakt hy in een hol, daar hy 't op 't minste meent.

sind. Durch den Wind können die Sporen der Moose, Farne und Lycopodien, und die kleinen, staubähnlichen, dazu mit einer lufthaltigen Hülle versehenen Samen der Orchideen leicht weggeführt werden.

Derartige durch den Wind verbreitete Samen und Sporen zeichnen sich ausser durch ihre Kleinheit auch dadurch aus, dass sie in ungemein grosser Menge gebildet werden. Beobachtet man z. B. ein mit reifen Sporangien bedecktes Blatt des unten zu schildernden Polypodium Heracleum, so sieht man bei Windstille eine Staubwolke von der Blattunterseite zur Erde sich senken, welche viele Tausende von Sporen enthält, von denen natürlich nur äusserst wenige dazu gelangen, einer neuen, sich fortentwickelnden Pflanze den Ursprung zu geben.

Die Samen mancher Phanerogamen-Epiphyten sind ebenfalls sehr klein und leicht. Nach Beccari wiegt ein Samen von Dendrobium attenuatum*) Lindl. 0,00000565 gr, von Aeschynanthus 0,00002 gr; dazu werden diese Samen in ganz ausserordentlicher Menge gebildet. Bei den Samen der javanischen Orchidee Taeniophyllum Zollingeri, deren Keimung unten geschildert werden soll, ergab sich als Länge der Samen 0,3—0,35 Millimeter, als grösste Breite 0,05—0,07 Millimeter; in der Samenschale pflegen sich bei den Orchideensamen grosse, mit Luft erfüllte Hohlräume zu finden; bei Epidendron cinnabarinum z. B. ist der Samen in der Mitte bauchig aufgeblasen, der Embryo, der an der Basis der Anschwellung liegt, nimmt aber nur einen kleinen Teil derselben ein, bei Cyrtosia Lindleyana, Epistephium parviflorum u. a. ist die Samenschale ausserdem noch flügelförmig verbreitert.**) Andere Samen, wie die vieler epiphytischer Asklepiadeen und Bromeliaceen, besitzen Haarkronen als Flugapparate, und Beccari hat darauf aufmerksam gemacht, dass die Haarkronen der Dischidiasamen, wenn sie nass werden, den Samen an eine Rindenoberfläche anheften können, was gelegentlich von Vorteil sein mag.

Besonders eigentümliche Flugvorrichtungen besitzen einige Aeschynanthus-Arten. Diese Cyrtandreen fallen in den Bergwäldern Javas

---

*) Solche kleine Samen sind aber nicht auf die Epiphyten beschränkt. Sie finden sich auch bei terrestrischen Orchideen, und für Nepenthes phyllamphora wird ebenfalls ein Samengewicht von nur 0,000035 Gr. angegeben.

**) Man vergl. die Abbildungen bei Beer, Beitr. zur Morphol. und Biologie der Orchideen. Wien 1863. Taf. III u. IV.

wohl jedem auf, weil sie zu den wenigen Pflanzenformen gehören, an denen man im Walde lebhaft gefärbte Blüten bemerkt. Aus diesem Grunde prägen sich die lebhaft rotgefärbten Aeschynanthusblüten der Erinnerung besonders ein. Die Samen von Aeschynanthus pulchra, welche ich näher untersuchte, sind ausserordentlich klein mit blossem Auge kaum sichtbar. In Fig. 62, *1* ist ein Samen in natürlicher Grösse abgebildet, es fällt auf, dass derselbe an jedem

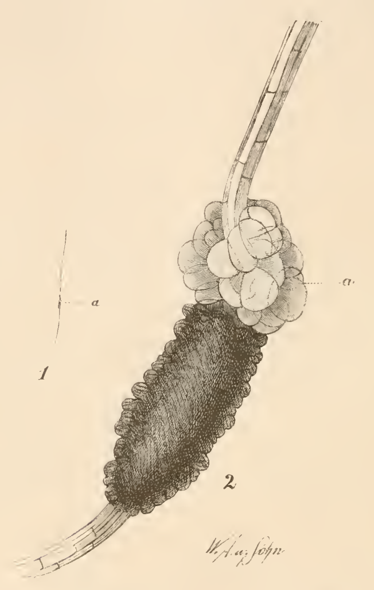


Fig. 62. Samen von Aeschynanthus pulchra. *1* in natürlicher Grösse, *2* stark vergrössert. Die Samenschale ist dunkel gehalten, die Gruppe lufthaltiger Zellen mit *a* bezeichnet. Von den an beiden Enden des Samens befindlichen Borsten sind bei *2* nur die an der Samenschale befindlichen Stücke gezeichnet.

Ende mit einer langen Borste versehen ist, welche an und für sich schon einen, freilich unvollkommenen Flugapparat darstellt, welcher bei manchen Aeschynanthus-Arten der einzig vorhandene ist. Bei der genannten Art aber befindet sich am einen Ende des Samens noch eine weitere Flugvorrichtung, nämlich eine Anzahl hervorgewölbter, mit Luft gefüllter Zellen, welche in den Figuren mit *a* bezeichnet sind, und welche dieselbe Bedeutung haben, wie der luft-

haltige Raum unter der Samenschale der Orchideen und die beiden Luftsäcke zwischen Exine und Intine der Pinus-Pollenkörner.

Bei der Keimung eines Epiphytensamens handelt es sich offenbar darum, denselben rasch auf der Zweigoberfläche zu befestigen. Dem entspricht auch die Keimung von Aeschynanthus pulchra. Die Wurzel bleibt nämlich zunächst recht kurz, das untere Ende des Keimlings wird abgeflacht und es bildet sich ringsum dasselbe ein Vorsprung, aus dem zahlreiche Wurzelhaare entspringen, welche, allen Unebenheiten des Substrates sich anschmiegend, den Keimling befestigen. Diese „Haftscheibe“ (an deren Unterseite das Wurzelende

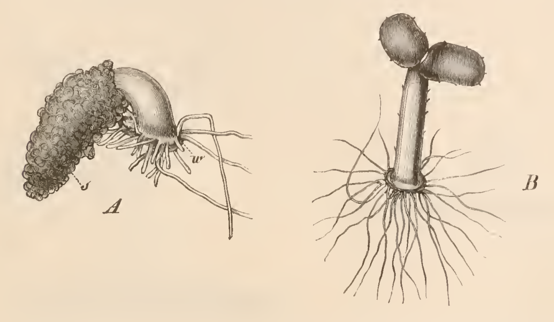


Fig. 63. Aeschynanthus pulchra. Keimpflanzen jüngerer und älterer Entwickelung *(B)*, *w* ringförmige Anschwellung (Haftscheibe), aus welcher zahlreiche Wurzelhaare entspringen.

als stumpfe Hervorragung sichtbar ist) ist noch bei Keimlingen, welche, wie der in Fig. 63, *B* abgebildete, die Samenschale schon abgeworfen und ihre Keimblätter entfaltet haben, deutlich sichtbar. Es ist klar, dass auf diese Weise der Keimling auf der Rindenoberfläche rascher und besser befestigt wird, als wenn die Hauptwurzel (welche ja hier in das Substrat der Pflanze nicht eindringen kann) sich zunächst stark verlängerte. Es sind diese „Haftscheiben“ zu vergleichen denjenigen der auf Baumästen schmarotzenden Keimlinge der Loranthaceen, von einer Loranthus-Art, welche ich in Nuwara Eliya in Ceylon auf Akazien und Kirschbäumen schmarotzend gefunden habe, sei hier deshalb zum Vergleich die Keimung kurz geschildert. Namentlich die Zweige der in dieser bekannten (in einer Höhe von über 6000 Fuss gelegenen) Gesundheitsstation kultivierten Akazien waren in grosser Menge von dem Schmarotzer befallen und

wurden von demselben auch teilweise zum Absterben gebracht. Die Frucht ist, von der Form abgesehen, ähnlich gebaut wie die unsrer Mistel, d. h. sie besitzt aussen eine glatte Schale und unter derselben ein klebriges Fruchtfleisch, welches nach Entfernung der dünnen äussern Hülle den „Samen“ an die Zweigoberfläche anklebt. Man findet denselben häufig an einem ziemlich langen Viscinfaden frei an einem Zweige hängen, die Verbreitung geschieht auch hier offenbar durch Vögel, welche die Fruchthaut abstreifen und einen Teil des Fruchtfleisches fressen. Die Keimpflanze erreicht aber den Zweig, an dem sie angeheftet ist, auch unter scheinbar ungünstigen Umständen, indem sich das hypokotyle Glied — offenbar auch hier vermöge

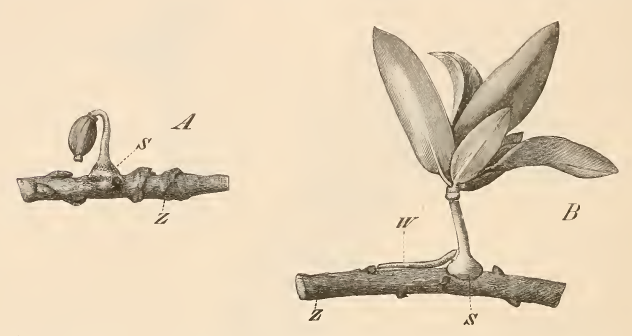


Fig. 64. Keimpflanzen von Loranthus sp. *Z* Zweig einer Akazie, *S* Haftscheibe der Keimpflanze, von deren Unterseite aus das Haustorium in den Zweig hineingetrieben wird. Bei der in *B* dargestellten Keimpflanze sind die Keimblätter abgefallen und haben sich drei gekreuzte Blattpaare entwickelt. *W* Rindenwurzel des Parasiten, welche auf der Oberfläche des Zweiges hinkriechend weitere Saugfortsätze in denselben hineinsendet.

seines negativen Heliotropismus — der Zweigoberfläche zukrümmt. So ist Fig. 64, *A* eigentlich um 180° zu drehen, denn der Samen war hier mit dem (dem in der Figur links nach unten gekehrten) obern Ende an die Zweigunterfläche angeheftet, und das hypokotyle Glied des Keimlings hat infolgedessen eine Krümmung nach oben ausführen müssen, um die Zweigoberfläche zu erreichen. Das Wurzelende des Keimlings ist schon beim Hervortreten aus dem Samen köpfchenförmig angeschwollen und mit klebriger Oberfläche versehen, später plattet es sich auch hier ab zur Haftscheibe (*S* Fig. 64, *B*), welche sich der Zweigoberfläche der Nährpflanze fest anheftet, und zwar treibt die Haftscheibe auf ihrer Unterseite eine Menge, Wurzel-

haaren vergleichbare Papillen, die sich allen Unebenheiten der Rindenoberfläche dicht anschmiegen, und so dichtgedrängt sind, dass sie scheinbar ein parenchymatisches Gewebe bilden. In der That muss ja das Anhaften hier ein festeres sein, als bei einem Epiphyten, da später aus der Unterseite der Haftscheibe ein Saugfortsatz (dessen Schilderung nicht hierhergehört) in das Rindengewebe eindringt, ein Wachstumsvorgang, für welchen die Haftscheibe als Widerlage zu dienen hat. Eigentümliche Organe sind die Rindenwurzeln des Parasiten. Hat das Loranthuspflänzchen nämlich eine Anzahl Blattpaare gebildet, so entsteht an demselben endogen etwas oberhalb der Saugscheibe eine Wurzelanlage (*W* Fig. 64, *B*), welche das Rindengewebe des Loranthusstämmchens durchbricht, und nun auf der Oberfläche des Zweiges der Nährpflanze auf weite Strecken weiterkriecht. Ist der Zweig, auf dem der Loranthussamen keimte, geneigt, so entsteht eine Rindenwurzel gewöhnlich auf der tieferstehenden Seite. Nicht selten bildet sich auch an der entgegengesetzten Seite des Stämmchens eine solche „Rindenwurzel“, unter Umständen treten auch mehr als zwei auf. Sie haften der Rindenoberfläche an, man sieht an der Berührungsstelle eine gelbliche, wahrscheinlich aus verschleimten Zellmembranen gebildete Kittsubstanz. Dem Zweige angeschmiegt, wachsen die Luftwurzeln auch nach o b e n, so dass von einem ausgeprägten positiven Geotropismus derselben wohl nicht die Rede sein kann; übrigens fehlt derselbe ja bekanntlich auch den Luftwurzeln der Orchideen. Es können die mit Kork bedeckten Rindenwurzeln natürlich aus der Rinde der Nährpflanze keine Stoffe aufnehmen. Es geschieht dies vielmehr, indem sie Saugfortsätze treiben. An den Stellen, wo dies der Fall ist, bilden sich neue Haftscheiben aus, deren Form wohl am besten aus der Abbildung ersichtlich ist, sie liegen dem Zweige auf, wie ein Pferdesattel dem Pferderücken, und aus ihrer Unterseite treten in das Gewebe eindringende Saugfortsätze hervor. An alten Stämmen, wo die Haustorien die Rinde nicht mehr durchbrechen können, lassen sich die Haustorien leicht abheben; wo die Haustorien eindringen, regen sie das Gewebe des Nährzweiges zu einer Wucherung an; „Rindenwurzeln“, wie diese bei der Mistel im Innern des Rindengewebes der Nährpflanze vorhanden sind, finden sich bei diesem Loranthus nicht, wohl aber entstehen auf älteren Rindenwurzeln des letztern Adventivsprosse, wie auf denjenigen der Mistel.

Ein Ankleben der Samen an die Zweigoberfläche, wie es bei den Loranthaceen bekannt ist, findet sich auch bei einigen Epiphy-

ten. Es wurde in der Schilderung der Sukkulenten für Rhipsalis Cassytha nachgewiesen, und trifft, wie unten zu erwähnen sein wird, auch für die merkwürdigen Rubiaceen Hydnophytum und Myrmecodia zu, einfach fleischige Früchte finden sich bei einer grossen Anzahl.

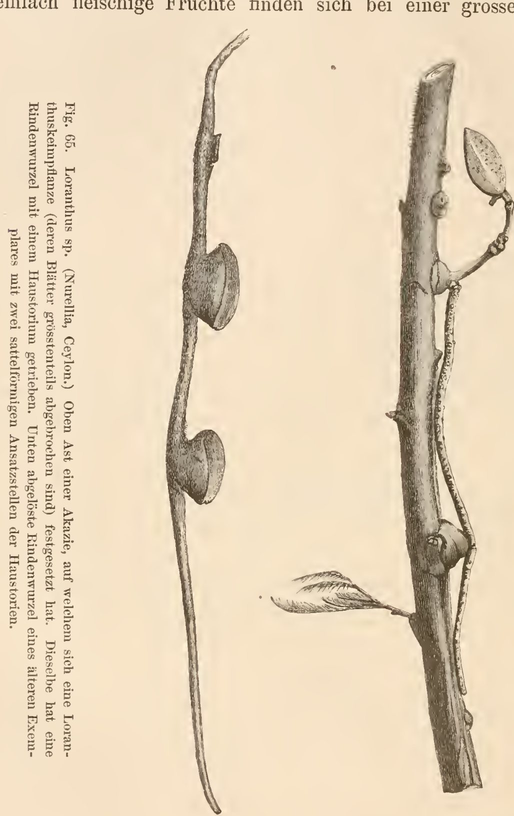


Fig. 65. Loranthus sp. (Nurellia, Ceylon.) Oben Ast einer Akazie, auf welchem sich eine Loranthuskeimpflanze (deren Blätter grösstenteils abgebrochen sind) festgesetzt hat. Dieselbe hat eine Rindenwurzel mit einem Haustorium getrieben. Unten abgelöste Rindenwurzel eines älteren Exemplares mit zwei sattelförmigen Ansatzstellen der Haustorien.

Die ausserordentlich kleinen Samen von Utricularia montana, welche ich in den Borghats auf dem indischen Festlande zwischen Moosen kriechend vielfach als Epiphyten antraf, sind teilweise mit kleinen, am Ende mit Häkchen versehenen Stacheln (Ausstülpungen von Samenschalenzellen) besetzt, und werden mittelst der Häkchen wohl durch

kleine Tiere verschleppt werden. Dass kriechende Epiphyten sich durch Selbständigwerden von Zweigen vermehren, ist selbstverständlich, es soll darauf hier nicht eingegangen werden, da hierfür ja auch bei terrestrischen Gewächsen sich Beispiele genug nachweisen lassen. Eine nur bei Epiphyten vorkommende eigentümliche Art vegetativer Verbreitung hat Schimper*) bei Tillandsia usneoïdes nachgewiesen. Diese wurzellose Bromeliacee hängt in Amerika flechtenähnlich in Büscheln von Bäumen herab. Ihr gleicht in Java habituell eine Pflanze aus einer ganz andern Familie, das Moos Aerobryum speciosum, welches in den feuchten Bergwäldern in zuweilen über 1 Meter langen, vom Winde bewegten Fäden von den Ästen herabhängt. Tillandsia usneoïdes bringt nur selten Samen hervor, und dann nur in geringer Menge, während bei anderen Bromeliaceen sehr reichliche Samenbildung stattfindet. Die dünneren Äste der ersteren werden vom Winde leicht abgerissen und auf den Boden, oder, dem Standorte der Pflanze entsprechend, auf andere Bäume geworfen. Die an passende Stellen gekommenen Tillandsiazweige rollen sich um ihre Unterlage und gewinnen auf diese Weise Halt, ohne je Wurzeln zu erzeugen,**) sie hängen in Form von rossschweifähnlichen Bündeln herab. Noch weit mehr tragen Vögel zur Verbreitung bei, indem sie aus solchen Tillandsiazweigen (welche weiter wachsen) Nester bauen. „Im Verlaufe der Zeit verwandelt sich manches dieser Vogelnester in einen Tillandsiaschweif, der sich von anderen in nichts unterscheidet.“ (Schimper.)

Selbstverständlich sind nicht alle Bäume für die Ansiedelung der Epiphyten gleich günstig. Auf den glatten, wie poliert aussehenden riesigen Grashalmen der Bambusen siedeln sich nur kleine Krustenflechten an, welche den Stamm des herrlichen, in Ceylon kultivierten Dendrocalamus giganteus zuweilen weisslich erscheinen lassen, und auch die dünnen, schlanken Stämme der Betelpalme findet man meist frei von grösseren Epiphyten, während die Zuckerpalme (Arenga saccharifera) dicht mit denselben bedeckt ist. Die stehenbleibenden unteren Teile alter abgestorbener Blätter der letztern bilden nämlich zahlreiche Nischen, in denen sich bald aus hineingefallenen und gewehten Blättern, Zweigstücken u. dgl. durch Verwitterung Humus

---

*) Schimper, Botanische Mitteilungen aus den Tropen. II. Die epiphytische Vegetation Amerikas.

**) Nur die Keimpflanze besitzt einige, wie es scheint bald absterbende Wurzeln.

ansammelt, welcher nun zahlreichen Epiphyten einen günstigen Boden darbietet.

Eine Eigentümlichkeit, durch welche manche Epiphyten von terrestrischen Pflanzen abweichen, besteht in der Lage, welche ihre Stämme und Wurzeln einnehmen. Bei den Landpflanzen stellen sich die Stämme, wenigstens die Hauptachsen, meist in die Richtung der Schwerkraft, sie sind negativ geotropisch, oder wachsen, wie manche Rhizome und Ausläufer, rechtwinkelig zur Richtung des Erdradius. Die Stämme vieler Epiphyten, und ebenso die mancher Parasiten (z. B. der der Mistel) sind gar nicht geotropisch, sie können in beliebiger Richtung auf einem Zweige wachsen. Ich habe mich davon überzeugt bei einigen Farnen, z. B. Polypodium quercifolium, Polyp. aureum, Acrostichum peltatum, welche ebensogut an einem Baumstamme hinab-, als hinaufwachsen können. Es scheint mir nach gelegentlichen Wahrnehmungen, dass manche dieser Stämme „hydrotropisch" sind, d. h. sich einer befeuchteten Oberfläche zukrümmen. Wahrscheinlich gilt dies für manche Epiphytenwurzeln in besonders hohem Grade, z. B. diejenigen mancher Orchideen. Die Luftwurzeln von Cattleya Harrisoniae, welche auf einem Holzpflocke wuchs, sah ich zunächst der einen vertikalen Seite desselben dicht angeschmiegt nach unten wachsen (vielfach in schiefem Winkel zur Lotlinie), dann umbiegen, der untern horizontalen Fläche des Blockes angeschmiegt, und von hier aus auf der hintern vertikalen Fläche des Blockes nach oben wachsen.

Der Besitz resp. Mangel geotropischer Empfindlichkeit wechselt innerhalb einer und derselben Gattung, z. B. Tillandsia, deren Sprosse, wie Schimper nachgewiesen hat, bei manchen Arten negativ geotropisch sind, bei anderen nicht. Ebenso besitzen, wie unten zu erwähnen sein wird, manche Epiphyten zweierlei Arten von Wurzeln, von denen die einen positiv geotropisch sind, also nach unten wachsen, die anderen dagegen nicht.

Übrigens fehlt es noch an ausgedehnteren Untersuchungen über die Faktoren, welche auf die Richtung der Organe epiphytischer Pflanzen von Einfluss sind, z. B. auf diejenige epiphytischer Kakteen.

Lassen wir diejenigen Epiphyten, welche keine besonderen „Anpassungen" zeigen, sondern nur unter besonders günstigen äusseren Verhältnissen auf Bäumen (resp. Felsen) zu leben vermögen, hier ausser betracht, so handelt es sich bei einem Epiphyten hauptsächlich um folgende Anforderungen:

1. Die Befestigung am Substrat,
2. Versorgung mit Wasser,
3. Ansammlung des Bodens, in dem er vegetiert, und Schutz der Wurzeln.

Die übrigen „Anpassungen" lassen sich den eben genannten Hauptthatsachen anschliessen.

§ 1. Befestigung am Substrat.

Schon bei Besprechung der Verbreitung der Epiphytensamen wurden einige Einrichtungen erwähnt, mittelst deren sich die Samen mancher Epiphyten an den Zweigen festkleben, und solche, mittelst deren sich Keimpflanzen rasch befestigen. Das letztere geschieht durch die Bildung von Haftscheiben, und diese Haftscheibenbildung lässt sich in einer ganzen Anzahl von Fällen und verschiedenen Ausbildungsformen nachweisen, bei einigen niederen Pflanzen hat der ganze Vegetationskörper die Form einer Haftscheibe, bei anderen kommt dieselbe entweder bei der Keimung oder in bestimmten Entwickelungsstufen, oder als Haftorgan für die erwachsene Pflanze in betracht.

Ein eigentümlicher Fall, welchen ich bei einer südamerikanischen Lejeunia fand, sei hier zunächst erwähnt. Die Lejeunia-Arten besitzen ein kriechendes Stämmchen, das mittelst einzelliger Haarwurzeln, wie bei anderen Lebermoosen, am Substrate befestigt ist. Dieselben sind an ihrer Spitze mit einer gallertigen, wohl aus der Zellmembran hervorgegangenen Hülle versehen, mittelst deren sie sich wohl festkleben. Sie entspringen bei denjenigen Lejeunia-Arten, welche auf der Unterseite ebenfalls Blätter (Amphigastrien) besitzen, aus diesen letzteren, was auch bei Frullania der Fall ist, und zwar entstehen die Haarwurzeln dicht nebeneinander. Bei der in Fig. 66 abgebildeten Lejeunia nun bildet sich auf jedem Amphigastrium zunächst eine, in der Mitte konkav vertiefte, über die Amphigastriumoberfläche vorspringende Scheibe, welche in Fig. 66 mit *H* bezeichnet ist. Jede der zahlreichen Zellen, welche die Haftscheibe zusammensetzen, wächst später zu einer Haarwurzel aus (falls die Haftscheibe nicht verkümmert). Ausserdem erscheint die Haftscheibe, und mit

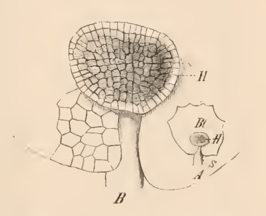


Fig. 66. Lejeunia sp. *A* Amphigastrium *(Bl)* von unten, *H* Haftscheibe, *S* Stämmchen. In *B* ist die Haftscheibe bei stärkerer Vergrösserung gezeichnet.

ihr das ganze Blatt, auf dem sie sitzt, gestielt, und zwar dadurch, dass einzelne Zellen der Blattansatzstelle stark in die Länge gewachsen sind. Gegen Abreissen ist dieser Stiel dadurch geschützt, dass seine Wände stark verdickt sind. Dieselbe Haftscheibenbildung, welche eine ausgiebige Berührung mit dem Substrate gestattet, finden wir auch bei der Keimung einiger Lebermoose, namentlich der von Radula. Während andere beblätterte Lebermoose zunächst bei der Keimung verzweigte Fäden (Jungerm. bicuspidata) oder eiförmige Zellkörper entwickeln (Frullania, Madotheca), an denen dann der beblätterte Spross entsteht, geht aus der keimenden Spore von Radula eine runde Scheibe hervor, welche sich mit Haftwurzeln am Substrate befestigt. Am Rande der Scheibe entwickelt sich dann das beblätterte Pflänzchen.

Lejeunia, deren bisher unbekannte Keimung ich an mehreren Arten verfolgt habe, bildet keine Haftscheibe, wohl aber eine bandförmige Fläche, welche sich dem Substrate anschmiegt und mit einer „zweischneidigen" Scheitelzelle wächst, aus der später das beblätterte Pflänzchen hervorgeht. [1]) Diese beiden Gattungen sind infolge der Gestaltung ihres, der beblätterten Pflanze vorausgehenden Vorkeims im stande, sich auch auf glatten Rinden und in den Tropen auf Blättern zu befestigen, während ich Frullania z. B. nie habe auf Blättern wachsen sehen. Auf denselben biologischen Gesichtspunkt ist es zurückzuführen, dass, wie ich früher ausführlicher gezeigt habe,*) beide Gattungen auch scheibenförmige Brutknospen besitzen. Es fallen hier als vegetative Vermehrungsorgane sogleich haftscheibenähnliche Gebilde ab, welche leicht an der Oberfläche eines Substrates sich befestigen können, und dies in besonders ausgiebiger Weise namentlich auch dadurch thun, dass sie zunächst — namentlich bei einigen Radula-Arten — in einen flachen, bandförmigen, dem Substrate dicht angeschmiegten Thallus auswachsen, an dem dann erst die beblätterte Pflanze entsteht.

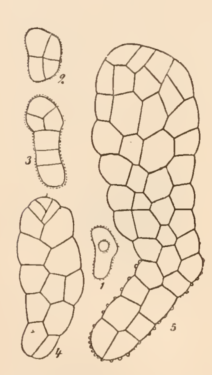


Fig. 67. Keimung von Lejeunia serpyllifolia. Keimung *1* Sporen, *4—5* Keimungsstadien, Zellflächen mit „zweischneidiger" Scheitelzelle darstellend, aus der schliesslich die Anlage der beblätterten Pflanze hervorgeht. (Fig. 5 von einer südamerik. Art.)

*) Morphol. und biol. Studien. Ann. du jardin bot. de Buitenzorg. Vol. VII.

Zum Vergleich damit seien einige Algen geschildert, welche, epiphytisch auf Wasserpflanzen wachsend, ebenfalls haftscheibenförmige Vegetationskörper besitzen. Sehr bekannt sind dieselben von der in Lehrbüchern vielfach behandelten Coleochaete, welche scheibenförmige, aus mehr oder minder fest aneinandergereihten Zellreihen bestehende Vegetationskörper besitzt. Ganz ähnlich verhält sich eine braune Meeresalge, Myrionema vulgare, welche auf den breiten, grünen Flächen der Ulven vielfach kleine Flecke bildet. Sie pflanzt sich fort durch Schwärmsporen, und die Fig. 68 zeigt die Entwickelung der Keimpflanzen. Die Zelle, welche aus der Schwärmspore entsteht, setzt sich fest, flacht sich ab, so dass jetzt schon eine kleine, in Fig. 68, *2* in zwei Zellen geteilte Scheibe entsteht. Die Scheibe besteht später, wie schon in Fig. 68, *4* hervortritt, aus dicht aneinandergereihten, an der Spitze (der Umfangvergrösserung der Scheibe entsprechend) sich gabelnden Zellfäden. Auf ihrer Unterseite besitzt die Scheibe (deren Zellreihen später mehr auseinanderrücken) farblose, einzellige Haftorgane; auf der Oberseite interkalar wachsende, mit einer Haarspitze versehene Fäden, an denen auch die

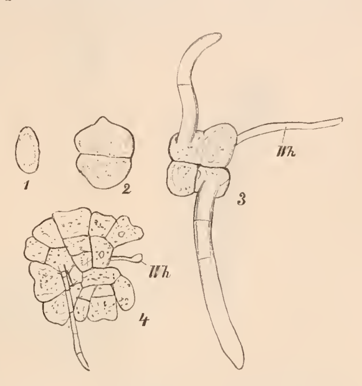


Fig. 68. Myrionema vulgare. Keimungsstadien. *Wh* Haftorgan. Die Keimung erfolgte auf einer Ulva.

Fortpflanzungsorgane (die Sporangien) stehen. Beiläufig sei hier bemerkt, dass meiner Ansicht nach die in die (von den Ectocarpeen in keiner Weise abzutrennende) Abteilung der Mesogloeaceen gestellte Gattung Myrionema von kriechenden Ectocarpusfäden abzuleiten ist. Diese kriechenden Ectocarpusfäden sind ebenfalls mit Spitzenwachstum versehen, tragen aber Zweige mit interkalarem Wachstum. Denken wir uns die kriechenden Fäden dicht genähert (von der Verzweigung sei hier abgesehen), die rechtwinkelig von ihnen abgehenden Äste sehr reduziert, so erhalten wir das Wachstum von Myrionema. Ganz ähnliche Haftscheiben finden sich auch bei Florideen als Thallusform, z. B. bei den Melobesien, und wenn bei anderen (auch nichtepiphytischen, aber z. B. in strömendem Wasser wachsenden) Formen

auch nicht besondere Haftscheiben bei der Keimung gebildet werden, so entstehen statt ihrer der Unterlage dicht angedrückte, verflochtene Fäden, welche dieselbe Bedeutung haben. Es muss aber genügen, hier darauf hingewiesen zu haben, dass eine Reihe von Wachstumseigentümlichkeiten sich unter einem biologischen Gesichtspunkte zusammenfassen lässt. Hier sei noch ein besonders auffallendes Beispiel geschildert, wo die Scheibenform bei einer Alge nicht im Anfang, sondern in der Mitte der Entwickelung auftritt.

Ich fand dasselbe gelegentlich anderer Untersuchungen bei Placophora Binderi. Die von mir untersuchten getrockneten Exemplare von Placophora wachsen epiphytisch auf einer andern Meeresalge, einem Codium (Fig. 69). Der Placophorathallus bildet auf den cylin-



Fig. 69.
Stück eines verzweigten Thallus eines Codium, welches teilweise von Polysiphonia (Placophora) Binderi (dunkler schattiert) bedeckt ist.

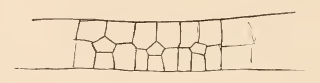


Fig. 70.
Optischer Querschnitt durch einen Flachspross von Placophora (Polysiphonia) Binderi.

drischen Gliedern seines Wirtes dunkelrote Krusten. Er befestigt sich an dem Codium durch zahlreiche, auf der Unterseite des flachen, krustenförmigen Thallus entspringende Haarwurzeln. Ein Querschnitt durch den Thallus bietet das in Fig. 70 dargestellte Bild, er ist in regelmässiger Abwechselung zwei- resp. dreischichtig.

Sehr eigentümlich, und auch für die systematische Stellung entscheidend, ist nun die Keimung der Pflanze. Bei der Keimung entsteht nämlich kein Flachspross, sondern ein cylindrischer, aufrechter Faden, welcher in seiner Struktur ganz übereinstimmt mit der der cylindrischen Thallussprosse von Polysiphonia. Die letzteren bestehen aus der Länge nach aneinandergereihten Gliedern, welche eine centrale, von einer Anzahl peripherischer umgebene Zelle aufweisen.

Nach unten geht der Keimspross von Placophora in eine einfache Zellreihe über, deren Ende das erste Haftorgan darstellt. An diesem cylindrischen Keimspross nun, dessen Zugehörigkeit zu Polysiphonia so sehr hervortritt, entstehen ein oder mehrere Flachsprosse als Seitenzweige, welche, an ihrem Rande fortwachsend und sich verbreiternd, den mit blossem Auge nicht sichtbaren Keimspross an

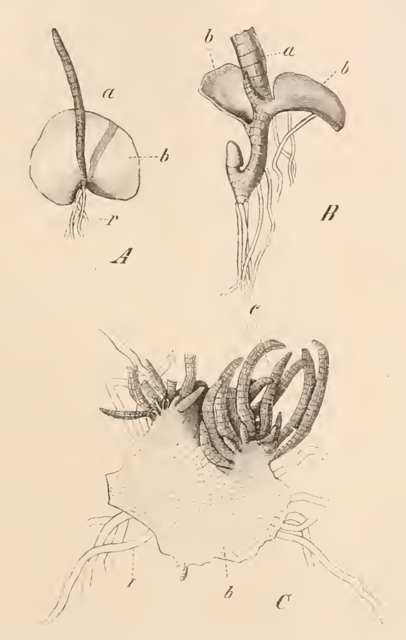


Fig. 71. Polysiphonia (Placophora) Binderi. *A* Keimpflanze, *a* der cylindrische, zuerst auftretende Polysiphoniaspross, *b* Flachspross, der an seiner Basis sich entwickelt, *r* Haftorgane. *B* unteres Stück einer älteren Keimpflanze mit mehreren Flachsprossstücken. *C* Thallus, der am Rande wieder Polysiphoniafäden *(c)* mit (nicht sichtbaren) Tetrasporen gebildet hat.

Grösse sehr bedeutend übertreffen. Es besitzt dieser Keimspross übrigens nur ein begrenztes Wachstum, gelegentlich verzweigt er sich, indem er andere, cylindrische Sprosse nahe an seiner Basis hervorbringt. Indes sollen entwickelungsgeschichtliche Einzelnheiten hier nicht angeführt werden; es sei nur noch was die Flachsprosse betrifft, erwähnt, dass sie durch gesteigertes Wachstum einzelner Par-

tien sich unregelmässig lappig gestalten, selten habe ich wirkliche Verzweigung an ihnen beobachtet. Merkwürdig ist das Verhalten der Alge, wenn es an die Bildung der Fortpflanzungsorgane geht: dann bilden sich, sowohl zum Zwecke der Tetrasporenbildung, als zu dem der Fruchtbildung, aus dem Flachsprosse wieder Polysiphoniasprosse, also cylindrische, in ihrem Bau und Aussehen vollständig dem Keimsprosse entsprechende Organe (vgl. *c* Fig. 71, *C*). Sie entstehen zunächst am Rande des Flachsprosses, und zwar die ersten der Ursprungsstelle des Flachsprosses benachbart; später treten auch auf den dem Rande nahegelegenen Teilen der Oberseite Polysiphoniatriebe auf, und das Wachstum des Flachsprosses ist damit wohl abgeschlossen. Wir sehen also, dass die mit der epiphytischen Lebensweise in inniger Beziehung stehende Flachsprossbildung hier auf das mittlere Lebensstadium beschränkt ist, dass aber die Pflanzentheile, welche die Fortpflanzungsorgane tragen, an den (mit der Lebensweise in Beziehung stehenden) Umänderungen nicht teilgenommen haben. Also ein Fall ganz entsprechend dem, wie er oben für Melocactus, die „Cerei alati" (Phyllocactus), Euphorbia globosa etc. nachgewiesen wurde. Placophora ist dem Obigen zufolge eine echte Polysiphonia, man könnte sie sogar sehr wohl mit dieser Gattung vereinigen, ebenso wie oben bei Schilderung der Sukkulenten Phyllocactus (der auch mit radiären Sprossen anfängt, dann Flachsprosse bildet, und seinen Fruchtknoten wieder einem radiären Spross eingesenkt trägt) mit Cereus vereinigt wurde.

Die Bildung von flachen, thallusähnlichen, dem Substrate dicht anliegenden Gebilden findet sich auch bei höheren Pflanzen: den Podostemoneen, Pflanzen, welche, in raschströmendem Wasser wachsend, Haftscheibenbildung in ganz besonderm Masse notwendig haben. Das geht soweit, dass manche derselben, wenn die beblätterten Teile abgefallen sind, Lebermoosen oder Flechten gleichen, welche auf den Steinen festsitzen. Ein Beispiel sei hier, mit Vermeidung aller Einzelnheiten, kurz angeführt, nämlich eine Podostemonee, welche ich auf dem Hochlande von Dekkan (indisches Festland) in der Nähe von Khandalla fand. In einem raschfliessenden Bache sass den Steinen ein Pflänzchen auf, welches man bei oberflächlicher Betrachtung für ein Moos halten könnte.*)

*) Der Stein, auf dem das Pflänzchen sitzt, ist in der Figur absichtlich dunkel gehalten. In Wirklichkeit hebt sich der „Thallus" sehr wenig von ihm ab, die Zeichnung ist nach Alkoholmaterial angefertigt, so dass die natürliche Richtung der Blätter nicht gehörig hervortritt.

Kleine, schmale, ungegliederte, eines Gefässbündels ebenso wie der Spaltöffnungen gänzlich entbehrende Blätter sitzen in Büscheln, dazwischen fanden sich vielfach die ausserordentlich kleinen Blüten. Deren Bau weist das Pflänzchen der Gattung Terniola*) Tul. zu, die Blüten haben nämlich drei introrse Antheren, einen dreifächerigen Fruchtknoten und ein aus drei Blättern gebildetes Perigon (vgl. Fig. 74). Bei genauerer Betrachtung zeigt sich, dass die Blätterbüschel nicht den Steinen unmittelbar aufsitzen, sondern einem „Thallus" entspringen, welcher dem Steine so fest aufsitzt, dass es unmöglich ist, ihn unzerbrochen loszulösen. Dieser „Thallus" folgt allen Unebenheiten der Unterlage, findet sich am Stein ein Absatz von z. B. 90°, so macht auch der Thallus eine Biegung unter einem rechten Winkel, kurz er schmiegt sich dem Steine fest an. Auf seiner Oberseite befinden sich eine Anzahl bräunlicher Punkte: wie die Entwickelungsgeschichte zeigt, Narben abgefallener Blätter. Dieser „Thallus" ist auf eigentümliche Weise zustande gekommen, er entsteht durch Verwachsung von Sprossachsen (und der unteren Teile der die letzteren bedeckenden Blätter),**) er stellt ein ungemein festsitzendes Haftorgan dar. Dass eine solche Verwachsung stattgefunden hat, zeigt z. B. der Querschnitt Fig. 73, *A*, und zwar sind die einzelnen Zweige, aus deren Verschmelzung der Thallus zustande kommt, dorsiventral gebaut. Sie sind abgeflacht und tragen Blätter,

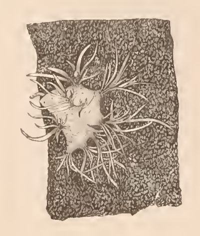


Fig. 72. Terniola (wahrscheinlich longipes) auf einem Steine festsitzend, oben auf dem „Thallus" Blattnarben, an drei der Sprosse Blütenknospen.

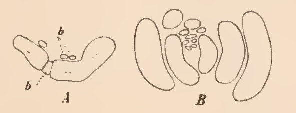


Fig. 73. Terniola (longipes?). *A* Querschnitt durch einen, aus drei Sprossen (deren Blätter *b* teilweise getroffen sind) verwachsenen Thallus, *B* Querschnitt durch die Endknospe eines Stämmchens.

---

*) Die Arten dieser Gattung sind meiner Ansicht nach bis jetzt nur ungenügend beschrieben. Am meisten stimmt die vorliegende überein mit Terniola longipes Tul. Ist sie es wirklich, so ist Tulasnes Figur (Monographia Podostemacearum, Tab. 13, Fig. 2) bezüglich der Form des Thallus von meinen Exemplaren verschieden.

**) Man vergleiche bezüglich anderer Podostemoneen die schöne Untersuchung Warmings (Vegetationsorganerne hos Castelnavia princeps Tul. et Wedd.) in Vidensk. Selsk. skr. 6. Raekke Afd. II, 3. Kopenhagen 1882.

welche nach Grösse und Stellung verschieden sind*): Auf den Flanken findet sich je eine Reihe von Blättern, und diese sind bedeutend breiter, als die auf der Oberseite des „Thallus“ befindlichen. Auf der Unterseite des letztern finden sich nur „Wurzelhaare“, welche den Thallus an das Gestein befestigen. Besondere Haftorgane (Hapteren), wie Warming sie bei anderen Podostemoneen aufgefunden hat, habe ich bei der in Rede stehenden Terniola nicht bemerkt, diese Hapteren sind, phylogenetisch betrachtet, offenbar ebenso eine Neubildung, wie die oben geschilderten Haftscheiben einer Lejeunia. Nur beiläufig sei dann hier noch bemerkt, dass der anatomische Bau dieser kleinen Wasserpflanze ein ausserordentlich einfacher ist. Spaltöffnungen fehlen ganz, und ebenso entbehren die Blätter durchaus der Gefässbündel, sie zeigen, von aussen betrachtet, einen aus gestreckten Zellen bestehenden, das Blatt durchziehenden (aber schon ziemlich weit unterhalb der Spitze endigenden) Mittelnerv. Das Blatt ist also viel einfacher gebaut**), als das Blatt der meisten Laubmoose, welches einen ziemlich komplizierten Bau besitzt. Bezüglich der Blüte verweise ich auf Fig. 74, und bemerke hier nur, dass das Organ, welches Cario***) bei Tristicha hypnoides als „Thallus“ geschildert und von den Laubsprossen scharf unterschieden hat, wohl ebenfalls von Sprossachsen gebildet sein dürfte. Übrigens zeigt auch das Protonema eines nackte Felsen bewohnenden Mooses, der Gattung Andreaea, ganz ähnliches, es bildet sich zu flachen, dem Gestein fest anliegenden Krusten aus, welche geeignet sind, den Stämmchen den entsprechenden Halt zu geben.

Die Thallusbildung von Terniola u. a. ist keine so vereinzelte Thatsache, wie es zunächst scheinen könnte. Denn biologisch betrachtet, ist die oben geschilderte Bildung der scheibenförmigen Vegetationskörper von Myrionema, welche aus einzelnen, dicht aneinanderliegenden Fäden bestehen, ein ganz ähnlicher Vorgang. Noch mehr Übereinstimmung damit zeigen einige Epiphyten, welche ebenfalls durch Verwachsung (hier aber der Wurzeln) ihren Wirt fest umklam-

*) Es ist mir wahrscheinlich, dass diese Stellung der Blätter aus Verschiebung einer radiären Anordnung zustande kommt, um so mehr, als man bei blütentragenden Sprossen (Fig. 74) eine solche vorfindet.

**) Der Blütenstiel wird von dem angrenzenden Sprossgewebe umwallt, so dass die Blütenanlage ursprünglich in einer Tasche steckt.

***) Cario, Anatomische Untersuchung von Tristicha hypnoïdes Sprengel. Bot. Zeit. 1881, pag. 25.

mern, so dass teilweise förmliche von Epiphyten gebildete Röhren entstehen, welche den Baum umgeben. Martius*) erzählt, dass er in den Wäldern bei Japurá solche Röhren von 15 Fuss Höhe und 1 Fuss Durchmesser angetroffen habe, die so rund waren, als ob sie gedrechselt worden seien. „Die Indianer verwenden diese hölzernen Röhren als Deichel, oder zerschneiden sie in 5—6 Fuss lange Stücke, welche sie zu Kähnen oder Schallröhren verwenden. Die wunderbare Eigentümlichkeit, den Stamm als Röhre zu umwachsen, zeigt sich



Fig. 74. Querschnitt durch ein blütentragendes Sprossende von Terniola longipes. In der Mitte der Querschnitt einer jungen Blüte. *P* Perigonblätter, *A* Antheren derselben.

am auffallendsten bei der Gattung Clusia. Am Rio Guama, bei der Stadt Pará sah ich mehrere umfangreiche Exemplare von Clusia alba, welche die Stämme von Acrocomia sclerocarpa bis zu einer Höhe von 20—30 Fuss vollständig bedeckt hatten. Die kurzen, dichtbeblätterten Zweige mit ihren grossen weissen Blüten schmückten als herrlicher Überzug die Palme, welche nur oben an der Spitze die Blattkrone entwickeln und hervorschieben konnte. Turpin (Iconographie, explic. des tableaux, pag. 25) erwähnt, er habe auf der kleinen Insel de la Tortue bei S. Domingo eine Clusia rosea von bewunderungswürdiger Grösse und Alter gesehen. Als der Baum gefällt wurde,

*) A. a. O. pag. LX. (Tabulae physiognomicae explicatae.)

stiessen die dabei beschäftigten Neger, nachdem das helle, weiche Holz der Clusia durchgehauen war, zu ihrer grossen Verwunderung auf einen ziemlich dichten und harten Körper. Schliesslich fand sich mitten in jenem (Clusia-)Baume ein grosser, wohlerhaltener Stamm von Swietenia Mahagoni (Acaju), den niemand darin verborgen geglaubt hätte und dessen Holz noch vorteilhaft verkauft werden konnte. Diese eigentümliche Art von Parasitismus (Epiphytismus) stiess mir namentlich bei Pflanzen aus der Abteilung der Guttiferen auf, so bei Clusia, Arrudaea, Quapoya, und in vorzüglicher Weise bei Schweiggera comans.“ — Auch mehrere Ficus-Arten können hierhergerechnet werden, so namentlich Ficus dendroctona, von der Humboldt (Nova Gen. et Spec., II, pag. 46) folgendes berichtet: „Einheimischer Name Mata palo; die Keimpflanze siedelt sich auf hohen Bäumen an, welche sie später ganz bedeckt, erstickt und erwürgt, alte Exemplare sind durch die Höhe ihres Stammes ausgezeichnet.“ Dass dieser „Stamm“ in Wirklichkeit aus verwachsenen Luftwurzeln gebildet wird, ist nach der Analogie mit anderen Ficus-Arten zu vermuten, und u. a. auch von C. Sachs beschrieben worden („Aus den Llanos“, Leipzig, 1879, S. 245 ff.). Ganz ähnlich wachsende Ficus-Arten finden sich auch im tropischen Asien, und ich möchte daher hier noch die Schilderung von Emerson Tennent (resp. W. Ferguson) anführen.*) „The family generally make their first appearance as slender roots hanging from the crown or trunk of some other tree, generally a palm, among the moist bases of whose leaves the seed carried thither by some bird which has fed upon the fig, begins to germinate. This root branching as it descends, envelopes the trunk of the supporting tree with a network of wood, and at length penetrating the ground, attains the dimensions of a stem. But unlike a stem it throws out no buds, leaves, or flowers; the true stem, with its branches, its foliage, and fruit, springs upwards from the crown of the tree whence the root is seen descending; and from it issue the pendulous rootlets, which on reaching the earth, fix themselves firmly and form the marvellons growth fo which the banyan is so celebrated. In the depth of this grove the original tree is incarcerated till, literally strangled by the fold and wheight of its resistless companion, it dies and leaves the fig in undisturbed possession of its place.“ Man trifft im Walde nicht selten einen Ficusbaum, welcher die eben an-

*) Ceylon, An account of the Island etc. by Sir Emerson Tennent. IV edition, 1860. Vol. I, pag. 95.

gegebene Entwickelung durchgemacht hat, und nun unten einen Hohlcylinder bildet, dessen Innenraum einst von dem Baume ausgefüllt war, auf dem der Ficussamen keimte. Dass, wie O. Kunze (a. a. O. pag. 446) anführt, sehr steile Felswände in Birmah mit Ficus bewachsen sind, beruht offenbar auf demselben Verhältnis, vor allem auf den Eigentümlichkeiten ihrer Wurzelbildung. Die Verwachsung von Wurzeln findet übrigens auch bei in der Erde festgewurzelten Bäumen statt, z. B. bei Ficus elastica, dessen hoch über die Erde vorspringende platte Wurzeln, wie sie in besonderer Schönheit am Eingange des botanischen Gartens in Peradenyia zu sehen sind, ein so merkwürdiges Bild bieten. Dass aber bei epiphytisch wachsenden Ficus-Arten die Verwachsung der Wurzeln zu einer (oft durchbrochenen) Röhre ganz besonders geeignet ist, dem wachsenden Stamme des Epiphyten einen festen Halt zu geben, ist ebenso klar, als dass der Baum, auf dem ein solcher Ficus sich ansiedelt, wenn er, wie die Koniferen und Dikotylen, ein sekundäres Dickenwachstum besitzt und das ihn umklammernde Wurzelwerk nicht zu sprengen vermag, zu Grunde gehen muss, und zwar rein mechanisch, durch Druck und dessen Folgen.

Dass auch Palmen, wie C. Sachs annimmt (a. a. O. pag. 245), durch den Epiphyten getötet werden sollen, scheint mir vorerst sehr unwahrscheinlich. Wenn er sagt, „nur wenige Exemplare konnte ich erblicken, deren Opfer wirklich abgestorben oder schon ganz verschwunden war“, so können diese Exemplare ja auch aus ganz anderen Ursachen zu Grunde gegangen sein.

Ebenso wie die unten zu beschreibenden Farne Polypod. Heracleum, Platycerium u. a. ihre sehr bedeutende Grösse nicht erreichen könnten ohne Einrichtungen zum Humussammeln, ebenso würden auch epiphytische Bäume, wie Ficus und Clusia, ohne Klammerwurzeln von hoher Ausbildung nicht existieren können, während bei den vielen Epiphyten mit kriechendem Stamm die Wurzeln, welche dem Stamm anhaften, keine bedeutende Mächtigkeit zu erreichen brauchen. Es ist nicht erforderlich, derartige Fälle hier zu schildern, erwähnt sei nur, dass einigen Haftwurzeln, wie Mohl und Treub nachgewiesen haben, eine Reizbarkeit für Berührung zukommt. Eine Vanillewurzel kann sich also um eine nicht zu dicke Stütze wie eine Ranke rollen, während sie sich einem dicken Baumstamme flach anlegt. Besonders hervorzuheben sind diejenigen Epiphyten, welche, wie Schimper nachgewiesen hat, eine Arbeitsteilung ihres Wurzelsystems besitzen, in

Haftwurzeln und Nährwurzeln. Beide sind durch Form, Bau, Wachstumseigentümlichkeiten und Funktion verschieden. Die Nährwurzeln sind solche, welche die betreffenden — wie es scheint, nicht sehr zahlreichen — Epiphyten mit dem Boden verbinden. Sie sind demgemäss positiv geotropisch, „wachsen ausserordentlich schnell, bis sie in den Boden gelangen, und sind durch ihren histologischen Bau zur Leitung der Nährlösung ausgezeichnet angepasst, während die nichtgeotropischen — aber negativ heliotropischen — Haftwurzeln rankenartige, ausserordentlich feste Haftorgane von weit geringerer Länge darstellen.“ Am bekanntesten sind unter den hierhergehörigen Pflanzen einige Aroïdeen, wie Monstera deliciosa, deren tauartige, im Vaterlande ungemein lang werdende Nährwurzeln auch in unseren Gewächshäusern zur Ausbildung gelangen, während die Haftwurzeln kurz bleiben und anatomisch abweichend gebaut sind. Sobald die Nährwurzeln in den Boden eindringen, bilden sie in demselben Seitenwurzeln, und der Teil ausserhalb des Bodens wird (wohl durch Verkürzung) straff gespannt. Übrigens keimen nach Schimper (a. a. O. pag. 55) die Samen von Monstera deliciosa im Boden, der kletternde Stamm verliert aber später den direkten Zusammenhang mit der Erde, indem er von hinten abstirbt. Bezüglich der Einzelnheiten sei hier auf Schimpers Darstellung verwiesen, und nur noch bemerkt, dass ein Unterschied von Haft- und Nährwurzeln bis jetzt bei folgenden Pflanzen nachgewiesen ist: unter den Monokotylen bei Carludovica, Arten von Anthurium, Philodendron, Monstera, unter den Dikotylen bei Clusia, Ficus-Arten, Blakea laurifolia etc. Interessante Verhältnisse bieten ferner noch einige unten bei Besprechung der Wasserversorgung zu erwähnende epiphytische Bromeliaceen, bei denen die Wurzeln der Hauptsache nach nur als Haftorgane in betracht kommen, während die Wasseraufnahme durch die eigentümlich ausgebildete Basis der Blätter erfolgt. Die, abgesehen vom ersten Keimungsstadium, ganz wurzellose Tillandsia usneoïdes wurde oben schon kurz geschildert, und auf die eigentümliche Ausbildung der Wurzeln epiphytischer Orchideen wird ebenfalls bei Besprechung der Wasserversorgung näher einzugehen sein.

§ 2. Wasserversorgung.

Dass gerade in Bezug auf die Wasserversorgung die Epiphyten besonders merkwürdige „Anpassungen“ zeigen werden, lässt sich nach ihren Standortsverhältnissen von vornherein vermuten. Die Mittel,

durch welche dieselben einerseits der Gefahr der Tötung durch Austrocknung entgehen, und andererseits bei Zufuhr von Wasser dasselbe rasch aufnehmen, sind sehr verschiedene. Manche Epiphyten sind, ohne dass wir dafür zunächst eine in ihrem Bau begründete Ursache angeben können, im stande, Austrocknung kürzere oder längere Zeit zu ertragen, andere zeigen sich durch ihren Bau geschützt gegen starke Wasserverdunstung, oder legen Wasserspeicher an, wieder andere besitzen merkwürdige Einrichtungen zur Wasseraufnahme.

A. Austrocknungsfähigkeit. Als am besten angepasst werden wir bezüglich der Wasserversorgung diejenigen Epiphyten betrachten dürfen, welche neben der direkten Wasseraufnahme auch die Fähigkeit besitzen, längere Trockenperioden zu ertragen. Es kann dies auf zweierlei Art geschehen: die einen Pflanzen vermögen nicht zu lange dauernde Austrocknung ohne Schaden zu überstehen, die anderen besitzen Wasserspeicher, auf deren Kosten sie in den Trockenperioden sich erhalten können. Es liegt in der Natur der Sache, dass hierbei die mannigfaltigsten Abstufungen vorkommen. Dass die Hymenophylleen, welche in den tropischen feuchten Bergwäldern die Baumstämme oft dicht bekleiden, gegen Austrocknung sehr empfindlich sind, wurde oben schon erwähnt, dagegen finden sich unter epiphytischen Lebermoosen solche, die gegen Austrocknung ziemlich widerstandsfähig sind. Metzgeria furcata, eine in unseren Wäldern sowohl auf der Erde als auf Bäumen wachsende Art, wird schon durch zweiwöchentliches Austrocknen getötet, während Radula complanata, ein auf Baumrinden ungemein verbreitetes beblättertes Lebermoos, nach einem Monat Trocknens in den älteren Partien tot war, die jüngeren, noch lebenden Teile waren auch nicht mehr entwickelungsfähig, sondern starben, nachdem sie befeuchtet waren, ab.*) Radulapflanzen, welche ich über vier Wochen trocken im geheizten Zimmer liegen liess, waren übrigens noch lebendig, von Frullania dilatata war eine grössere Anzahl von Exemplaren abgestorben und diese gingen, nachdem sie befeuchtet wurden, rasch zu Grunde, während an anderen zwar die älteren Teile tot waren, aber die jüngeren sich zu kräftigen Trieben entwickelten. Auch epiphytische Landalgen, welche bei uns spärlich vertreten, in den Tropen aber weitverbreitet sind, vertragen offenbar ziemlich lange Trockenperioden, so Pleurococcus vulgaris, welcher zumeist die ungemein häufigen grünen An-

*) Hofmeister, Allg. Morphologie der Gewächse. 1868. p. 555.

flüge auf Baumrinden bildet, u. a. Zu den merkwürdigsten Formen in dieser Beziehung gehört die Gattung Chroolepus insofern, als bei ihr sich im Zellenbau deutlich Verschiedenheiten nachweisen lassen, je nachdem die Alge trocken oder feucht kultiviert wird. Sie bildet auf Baumrinden ziegelrote oder gelblich gefärbte Anflüge, und in den Chroolepuszellen, welche man einer trocknen Baumrinde entnimmt, ist von einem Chlorophyllkörper zunächst meist nichts zu sehen, der Zellinhalt wird verdeckt durch rotgefärbte Öltropfen. Kultiviert man aber Chroolepus einige Zeit in feuchter Luft, so tritt zunächst am Rande des Zellinhalts die grüne Färbung hervor, während die roten Tropfen im Centrum der Zelle noch nachweisbar sind. Es ist sehr wahrscheinlich, dass die eigentümliche Beschaffenheit des Zellinhalts mit der Fähigkeit dieser Pflanze, Trockenperioden zu überstehen, zusammenhängt, indes fehlt es noch an genaueren experimentellen Untersuchungen darüber.

Die Fähigkeit, Austrocknung längere Zeit zu ertragen, findet sich übrigens bei einer grösseren Anzahl niederer Pflanzen, namentlich solchen, welche trockene Standorte bewohnen. Schröder, welcher neuerdings eine eingehende Arbeit „über die Austrocknungsfähigkeit der Pflanzen“*) veröffentlicht hat, hat z. B. nachgewiesen, dass Corsinia marchantioïdes, welche sieben Monate, Gymnostomum rupestre und Dicranum longirostre, welche zwei Jahre im Herbar gelegen hatten, bei Befeuchtung neue Sprosse trieben, auch Sticta pulmonaria, welche siebzehn Wochen über Schwefelsäure getrocknet worden war, war nach dem Wiederbefeuchten völlig lebend. Es sind dies alles terrestrische, nicht epiphytische einheimische Thallophyten, es ist aber leicht verständlich, dass in unserm Klima gerade solche Formen, wie Pleurococcus vulgaris, Chroolepus, Frullania, Radula u. a. im stande sind, als Epiphyten zu wachsen. Sie nehmen bei Befeuchtung das Wasser direkt durch ihre ganze Körperoberfläche auf, bei den Moosen hauptsächlich durch die Blätter.

B. Wasseraufnahme. Zunächst seien hier Einrichtungen geschildert, welche bei beblätterten epiphytischen Lebermoosen sich finden. Die „beblätterten“ Lebermoose sind Pflänzchen von äusserst einfachem Bau. Ein fadendünnes, kriechendes Stämmchen trägt drei Reihen von Blättchen, die nur aus einer Zellschicht bestehen, die eine, dem Substrate zugekehrte Blattreihe besteht aus Blättern, welche

*) Untersuchungen aus dem botan. Institut zu Tübingen. Herausgeg. von Pfeffer. Bd. II, pag. 1 ff.

kleiner sind, als die der beiden seitlichen Blattreihen, und bei manchen Formen verkümmern (den „Amphigastrien“). Trotz dieser einfachen Gestaltungsverhältnisse zeigen manche Lebermoose eine Ausbildung ihrer (Seiten-)Blätter, welche den merkwürdigsten Blattbildungen, wie wir sie bei den Blättern mancher Samenpflanzen, z. B. den Insektivoren, kennen, an die Seite zu stellen ist.

Viele Lebermoose lassen an ihrem Blatte eine Einbuchtung erkennen, durch die es an der Spitze in zwei Lappen, einen Ober- und Unterlappen geteilt wird. Beide sind in manchen Fällen, z. B. bei Jungermannia bicuspidata, ganz gleich, und liegen in einer Ebene, bei anderen tritt eine Grössenverschiedenheit ein, der nach der Unterseite des Stämmchens hin gerichtete Lappen ist kleiner, als der obere, welcher dann scheinbar das ganze Blatt vorstellt, während der Unterlappen nur als öhrchenförmiges Anhängsel, als „auricula“ erscheint (Madotheca). Diese „auricula“ nun ist es, welche bei epiphytischen Lebermoosen oft sehr eigentümlich ausgebildet ist, und zwar dient dies Organ, wie ich früher nachgewiesen habe, als kapillarer Wasserbehälter, welcher es der Pflanze ermöglicht, Wasser längere Zeit festzuhalten. Sie verstärkt so die Wirkung der kapillaren Zwischenräume zwischen den Blättern und dem Stämmchen, und dem letztern und dem Substrate. Es tritt hier also ein ähnliches Verhältnis ein, wie es bei einigen terrestrischen Laubmoosen besteht: während die meisten Laubmoose dadurch im stande sind, Wasser wie ein Schwamm aufzusaugen, dass sie vermöge ihrer zahlreichen kleinen Blätter und dichtgedrängten Stämmchen eine Menge kapillarer Hohlräume besitzen, welche bei Befeuchtung sich mit Wasser füllen, haben Sphagnum, Leucobryum (Fig. 75), Octoblepharum etc. ausser den chlorophyllhaltigen Zellen im Blatte, teilweise auch in der Stämmchenrinde leere, durchlöcherte Zellen, welche die Schwammwirkung erhöhen und sehr rasch Wasser aufsaugen. Man kann sich davon leicht überzeugen, wenn man ein trocknes Leucobryumstämmchen in Wasser taucht: die Pflanze hat ihren Namen daher, dass sie im trocknen Zustande durch die in den leeren, durchlöcherten Zellen des Blattgewebes enthaltene Luft eine weissliche Farbe zeigt; wird in diesen Zellen die Luft durch Wasser verdrängt, so schimmern die grünen Zellen des Blattes durch und lassen das ganze Blatt grün erscheinen.

Bei den genannten Lebermoosen sind dagegen die „Wassersäcke“ von lebendem Blattgewebe gebildet, welches jedenfalls auch an den sonstigen Funktionen des Blattes teilnimmt. Es sind diese Wasser-

säcke aber nicht immer durch den Blattunterlappen gebildet, auch andere Teile des Blattes können zu ihrer Bildung verwendet werden. Es seien hier nur kurz, unter Verweisung auf meine frühere Abhand-

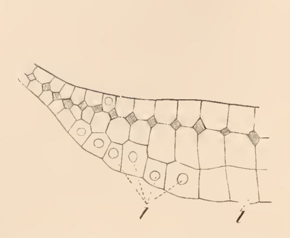


Fig. 75. Leucobryum glaucum. Stück eines Blattquerschnittes. Die chlorophyllhaltigen Zellen sind schraffiert, *l* Löcher in den chlorophyllosen.

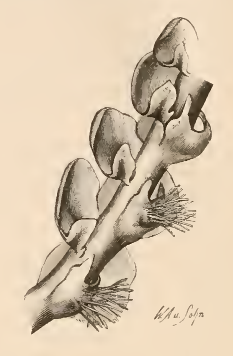


Fig. 76. Frullania dilatata. Sprossstück aus einer, längere Zeit feucht gehaltenen Kultur.

lung, einige charakteristische Fälle mit Hinzufügung neuer Beobachtungen geschildert.

Es wurde oben schon erwähnt, dass bei vielen Lebermoosen der

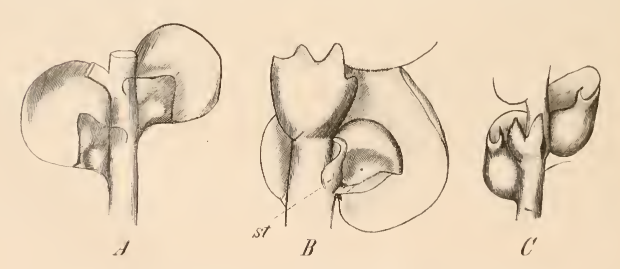


Fig. 77. Beispiele für Bildung kapillarer Wasserbehälter bei Lebermoosen. *A* Radula complanata, *B* Frullania dilatata, *C* Lejeunia sp. Sämtlich von der Unterseite des Stämmchens gesehen.

Blattunterlappen kleiner als der Oberlappen, und gegen denselben eingefaltet sei. Dies kommt schon bei terrestrischen Lebermoosen vor (wobei wohl nicht daran erinnert zu werden braucht, dass wohl alle epiphytischen Formen gelegentlich auch auf Felsen oder auf der

Erde wachsen können), charakteristische Organe entstehen aber erst bei den Epiphyten. Es kann von zwei einheimischen Formen, welche weitverbreitet sind, ausgegangen werden. Bei Radula complanata bildet der Blattunterlappen dadurch, dass er dem Oberlappen anliegt, eine Tasche mit demselben, welche bei manchen tropischen Formen stark aufgeblasen ist. Mit anderen Formen verglichen, ist bei Radula der Wasserbehälter noch ziemlich unvollkommen gebaut (Fig. 77, *A*), viel auffälliger ist er bei Lejeunia ausgebildet.

Die Gattung Lejeunia ist eine ungemein grosse und namentlich in den Tropen weitverbreitete, die meisten epiphytischen Formen der Tropen, namentlich unter den blattbewohnenden Lebermoosen, gehören ihr an. Sie ist auch für epiphytische Lebensweise besonders geeignet durch ihre oben erwähnte Keimung (vgl. Fig. 67), der flache Keimspross kann sich dem Substrate dicht anschmiegen; ferner durch den Besitz scheibenförmiger, mit Haftorganen versehener Brutknospen, welche ich bei zahlreichen Formen gefunden habe, dieselben entsprechen den Keimscheiben der Radula-Arten. Das Pflänzchen, welches sich aus der keimenden Spore oder der Brutknospe entwickelt, ist mitsamt seinen Blättern dem Substrate (namentlich Blättern) oft ungemein dicht angeschmiegt.

Form und Grösse der Wassersäcke sind nach den einzelnen Arten sehr verschieden, immer aber kommen sie dadurch zustande, dass der Blattunterlappen, welcher dem Stämmchen eine ziemlich grosse Strecke weit „angewachsen“ ist, so eingeschlagen ist, dass sein freier Rand der Blattunterseite des Oberlappens anliegt (Fig. 77, *C*). Es entsteht so ein meist krugförmiger Wassersack, der also an seiner Mündung verengt, unten bauchig angeschwollen ist. Bei manchen Formen stellt dies Organ ein kaum wahrnehmbares Anhängsel des Blattes dar, während bei anderen das Blatt in dessen Bildung so sehr aufgeht, dass ein freier, vom Wassersacke unterschiedener Teil gar nicht mehr nachweisbar ist.

Aus der grossen Mannigfaltigkeit möchte ich hier nur zwei Fälle herausgreifen, welche deshalb besonderes Interesse beanspruchen, weil bei ihnen die Blätter nicht mehr alle gleich sind, sondern eine Arbeitsteilung zwischen denselben eintrat. Am wenigsten ausgeprägt ist dieselbe bei einer Form, die einer in Südamerika offenbar weitverbreiteten Unterabteilung angehört.*) Die Angehörigen derselben

*) Vgl. Lejeunia § 3 Ceratantha in Gottsche, Synopsis Hepatic. pag. 395; Spruce „Cerato-Lejeunia“ in Hepaticae Amazonicae etc. pag. 198.

zeichnen sich, soweit sie mir bekannt wurden, durch ihre dunkelbraune Färbung aus. Ich fand solche Formen mit Farnen aus den westindischen Inseln, ferner unter Lebermoosen, welche Dr. Schenck in Brasilien gesammelt hat. Alle Blätter dieser Lejeunia haben Wassersäcke, aber die der meisten sind klein, die untersten Blätter jedes Seitenzweiges dagegen sind riesig angeschwollen, und der freie Teil der Blattfläche bei ihnen auf ein Minimum verringert. Von dem untersten, ganz sackförmigen Blatte an finden sich Übergänge zu den gewöhnlichen Blättern, indem der Wassersack kleiner, die freie Blattfläche grösser wird. In diesen grossen, auch mit entsprechend weiter Mündung versehenen Wassersäcken finden sich nicht selten Tiere, indes soll auf diese Thatsache unten kurz eingegangen werden.

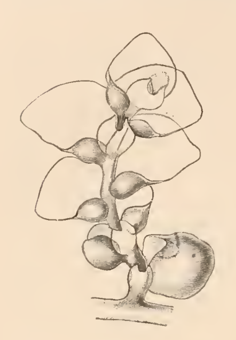


Fig. 78. Lejeunia sp. Zweig von unten (unten ein Stück des Stämmchens, welchem er ansitzt, sichtbar) mit Wassersäcken verschiedener Grösse.

Die zweite hier zu nennende Lejeunia-Art ist wohl eines der kleinsten Lebermoose, die es gibt. Ich will sie, ohne damit eine neue Art aufstellen zu wollen, hier als Lejeunia heterophylla bezeichnen. Ich fand sie auf den Blättern eines in Portorico gesammelten Farn, Vittaria remota. Auf diesen wuchs L. heterophylla zwischen anderen Lebermoosen, auf deren Blättern sich nicht selten die scheibenförmigen Brutknospen der kleinen Lejeunia ansiedelten. Bei ihr ist die bei der oben geschilderten Art nur unvollkommen durchgeführte Arbeitsteilung scharf ausgeprägt, sie besitzt nämlich zweierlei Blätter, solche, die ausschliesslich Wassersäcke sind (daneben natürlich zugleich Assimilationsorgane), und ganz flache, denen jede Spur eines Wassersackes fehlt. Der Durchmesser des Stämmchens dieser Pflanze beträgt etwa $^1/_{50}$ Millimeter, die Länge eines Schlauchblattes $^1/_5$ Millimeter, die eines gewöhnlichen Blattes $^1/_{10}$ Millimeter. Amphigastrien sind keine vorhanden.*)

Die flachen Blätter sind ausserordentlich einfach gebaut, sie bestehen gewöhnlich nur aus zwei bis drei Zellreihen (Fig. 79), an ihrer Basis ist zuweilen eine Zelle als zahnartiger Vorsprung über

*) Höchst wahrscheinlich gehört die Pflanze zu Spruces Colo-Lejeunia, und zwar nach der Beschaffenheit des Perianthiums zu „Physocolea“.

den Blattrand sichtbar, welche man für den letzten Rest eines Blattunterlappens halten kann. Die Annahme, dass ein Blattunterlappen hier ursprünglich vorhanden, dann aber und zwar bei vielen Blättern vollständig unterdrückt worden sei, lässt sich ferner begründen mit Hinweis auf die Wassersäcke und auf die Blätter, welche unmittelbar unterhalb der Sporogonien sich befinden. In Fig. 79, *B* findet sich links ein fast reifes, aber noch im Archegonienbauch (sichtbar ist nur der Hals *Ag*) eingeschlossenes Sporogonium (*sp*). Dies resp. der Bauchteil des Archegoniums ist umgeben von einer fünfkantigen weiten Hülle, dem Perianthium (*p*), und dieses seinerseits von zwei „Perichaetialblättern" (*p*). An diesen ist nun ein Blattunterlappen deutlich zu erkennen, was dafür spricht, dass er auch bei den schmalen Blättern ursprünglich vorhanden war.

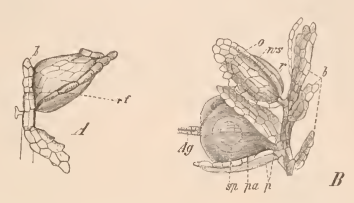


Fig. 79. Lejeunia heterophylla. *b* flache, gewöhnliche Blätter, *ws* Schlauchblatt (Wassersack), *r* Blattrand, *o* Öffnung des ersteren, *Ag* Halsteil des Archegoniums, in welchem ein fast reifes Sporogon *(sp)* eingeschlossen ist, *pa* Perianth, *p* die beiden Perichätialblätter.

Die Wassersackblätter sind hier nicht an bestimmte Stellen der Sprosse gebunden, sondern wechseln mit den Flachblättern in regelloser Weise ab. Wie aus den Figuren ersichtlich, nimmt die etwas verengerte Öffnung fast die Spitze des Blattes ein, dessen einer freier Rand wie eine an dem Wassersacke längs herablaufende Kante erscheint.

Wir haben hier ein Verhältnis vor uns, wie es unter den Samenpflanzen etwa Cephalotus follicularis und Dischidia Rafflesiana zeigen. Bei beiden ist ein Teil der Blätter als gewöhnliche Laubblätter, ein andrer zu Schlauchblättern ausgebildet, ebenso findet eine „Heterophyllie" unter den Farnen statt bei Polyp. quercifolium und Verwandten. Lejeunia heterophylla ist nun insofern von Interesse, als die einfache Blattform desselben nach dem Obigen selbst wieder als eine abgeleitete zu betrachten ist; denn als Ausgangspunkt haben wir aller Wahrscheinlichkeit nach eine Form zu betrachten, welche mit den übrigen Lejeunien darin übereinstimmt, dass alle Blätter Wassersäcke besassen. Bei der einen Blattform nahmen dieselben an Grösse bedeutend zu, bei der andern bis zum Verschwinden ab, so dass die letzteren auf eine Stufe der Ausbildung zurücksanken, wie sie z. B.

den Blättern der Keimpflanzen von Lejeunia zukommt. Erwähnt sei hier nur kurz eine weitere, bei foliosen Lebermoosen bis jetzt nicht bekannte morphologische Thatsache, welche ich sowohl bei L. heterophylla, als einigen anderen (aber durchaus nicht allen untersuchten, sondern nur sehr wenigen) Arten beobachtet habe, die nämlich, dass aus Blattzellen Vorkeime entspringen, ähnlich den bei der Sporenkeimung gebildeten, hier also Zellflächen, aus deren Spitze später eine neue Pflanze sich entwickelt.*)

Wie oben erwähnt, ist Frullania dilatata (und Fr. Tamarisci) ein in Mitteleuropa sehr gemeiner Epiphyt. Indem ich bezüglich des Habitus auf die Abbildung (Fig. 80) verweise, möchte ich nur bemerken, dass in der Umgebung Marburgs (anderwärts habe ich nicht darauf geachtet) Frullania auf Kiefernrinde nicht wächst, selbst wenn sie dicht dabei auf Eichen etc. vorkommt. Wahrscheinlich beruht dies darauf, dass das Wachstum der Frullania im Verhältnis zu der Zeitdauer, welche die Ablösung der äussern Borkenschicht braucht, in unseren trockenen Wäldern, in denen dazu während des grössern Teiles des Jahres die Vegetation fast stille steht, ein zu langsames ist, während an dem Standorte, wo die in Fig. 80 abgebildete Frullania auf Kiefernrinde wuchs, die Bedingungen für sie viel günstigere sind. Auch bei Frullania ist der Blattunterlappen eingeschlagen, bildet aber für sich allein einen Wassersack, indem er stark auf der Unterseite konkav wird (Fig. 77, *B*). Die Mündung des Wassersackes ist so nach unten gekehrt, und wir finden verschiedene Einrichtungen, welche dahin „zielen", diese Mündung zu verengern. So ist bei unsrer Frullania die eine Wand des Wassersackes an ihrem mittlern untern Teile so eingedrückt, dass sie der gegenüberliegenden Wand anliegt, und so vorne eine kleine Öffnung freilässt, ein Verhältnis, welches in den Abbildungen dieser Pflanze gewöhnlich ganz über-

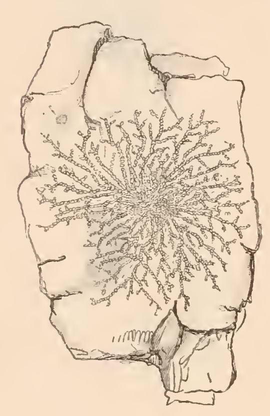


Fig. 80. Frullania dilatata, auf Kiefernrinde, Villa Serbelloni (Comersee).

*) Bei anderen Arten, z. B. Frullania dilatata, können „Adventivknospen", welche zu neuen Pflanzen werden, auch direkt an den Blättern entstehen.

sehen wird. Tropische Formen haben eine ziemliche Mannigfaltigkeit in der Bildung des Wassersackes, er findet sich in Gestalt einer Retorte (z. B. bei der von mir a. a. O. Taf. III Fig. 16 abgebildeten javanischen Frullania), aber die Bildung als solche ist doch im wesentlichen überall dieselbe.

Besonderes Interesse beansprucht die Thatsache, welche ich wiederholt feststellen konnte, dass, wenn man Frullania andauernd feucht kultiviert, die Bildung der Wassersäcke oft auf lange Strecken an den Sprossen unterbleibt. Wie Fig. 81 zeigt, sind dann die Blattunterlappen einfach eingeschlagen und auf der Unterseite mehr oder weniger konkav, manche stellen deutlich Übergangsbildungen zu Wassersäcken vor, welche auf einer bestimmten Entwickelungsstufe stehen geblieben sind. Nicht damit zu verwechseln ist die Thatsache, dass an dem oder den ersten Blättern eines Seitenzweiges, und ebenso an den Blättern unterhalb der weiblichen Geschlechtsorgane die konkave Einwölbung des Blattunterlappens ebenfalls unterbleibt. In meinen Kulturen war vielmehr, wie auch die Abbildung zeigt, an gewöhnlichen Sprossen die Wassersackbildung unterblieben. Allerdings nicht bei allen, ein Teil der Sprosse behält, sei es aus „inneren“ Ursachen, sei es, weil sie weniger konstant feucht gehalten waren, die Wassersackbildung bei. Was nun auch die Ursache dieser Erscheinung sein möge, sicher ist, dass die oben beschriebenen Frullaniasprosse, wie der in Fig. 81 abgebildete, bezüglich der Gestaltung ihrer Blattlagen nahe übereinstimmen mit der, welche eine Frullania nahe verwandte Gattung, Madotheca, normal und durchgehends besitzt. Hier ist der Unterlappen auf seiner Unterseite einfach konkav, was wir als erste Stufe zu der Bildung der „auriculae“ von Frullania betrachten können.



Fig. 81. Frullania dilatata. Sprossstück aus einer längere Zeit sehr feucht gehaltenen Kultur, schief von der Seite. Aus den Amphigastrien entspringen zahlreiche Haarwurzeln.

Kehren wir zu letzterer zurück, so ist zu bemerken, dass der Blattunterlappen nahe der Stelle, wo er dem Stämmchen aufsitzt, ein kleines, zahnförmiges, von einer schleimabsondernden Papille gekröntes Anhängsel besitzt, den sogenannten „Stilus auriculae“. Ich möchte nun noch einen Fall von einer neuseeländischen Form schil-

dern, wo dieser „Stilus“ ebenfalls in die Wassersackbildung mit hineingezogen wird. Es ist dies der Fall bei Frullania cornigera Mitten*), von der ich ein kleines Stückchen untersuchen konnte, welches aber, wie mir scheint, zur Aufklärung der eigenartigen Verhältnisse ausreicht. Ob die Pflanze eine Frullania ist, scheint mir vorerst noch sehr zweifelhaft, jedenfalls erfolgt die Bildung ihrer Wassersäcke anders. Es befinden sich deren, wie Fig. 82, *A* zeigt, an jedem Blatte zwei, und zwar haben sie die Form einer Flasche, deren Spitze oben umgebogen ist. Form und Stellung werden am besten aus der Abbildung (Fig. 82, *A* u. *B*) ersichtlich sein. Untersucht man jüngere Entwickelungsstufen, wie sie in Fig. 82, *C* dargestellt sind, so ergibt sich, dass die beiden Wassersäcke jetzt noch gerade, becherförmig sind (auch die Verengerung des obern Teiles kommt erst später zustande), und dass einer derselben seitlich eine grosse Papille trägt. Es ist dies der untere, und diesen halte ich für den „Stilus auriculae“, soweit eben das äusserst spärliche Material ein Urteil gestattet. Noch jüngere Entwickelungsstufen zeigen nämlich (Fig. 82, *D*), dass die Papille ursprünglich endständig ist, und dass die Bildung der Wassersäcke hier genau auf dieselbe Weise zustande kommt, wie die Bildung der Blattschläuche von Utricularia, diejenige schildförmiger Blätter etc. Es bildet sich nämlich (und zwar zuerst auf dem Blattunterlappen, wie das jüngste Entwickelungsstadium (Fig. 82, *E*) zeigt), auf der Fläche des Blattunterlappens resp. des „stilus“ ein Vorsprung (*w*), zustandegekommen dadurch, dass, wie der optische Durchschnitt in Fig. 82, *D* rechts zeigt, ein Hervorwachsen von Zellen über das Niveau der anderen und gleichzeitig eine konkave Vertiefung des obern Teiles stattfindet. Damit sind die Grundlagen gegeben, es braucht das ganze Gebilde nun nur noch weiter heranzuwachsen, sich zu vertiefen, den ursprünglich schiefen Rand durch Wachstum der untern Becherwand auszugleichen (wobei zugleich die Papille seitlich verschoben wird), so erhalten wir die Form von Fig. 82, *C*, und von hier aus durch weiteres Wachstum und verhältnismässig geringfügige Formänderungen, die Gestaltung, von welcher wir ausgingen.

Es würde von keinem allgemeineren Interesse sein, noch weitere derartige Fälle von Wassersäcken hier anzuführen, deshalb sei hier auf die früher von mir nach dieser Richtung hin geschilderte Gattung

*) Vgl. Hooker, Flora of New-Zealand. Pl. CIV, Fig. 8, Text pag. 163.

Polyotus nur kurz verwiesen, eine Gattung, welche ihren Namen der Vielzahl von „Blattohren“ verdankt, welche manche Arten aufweisen,

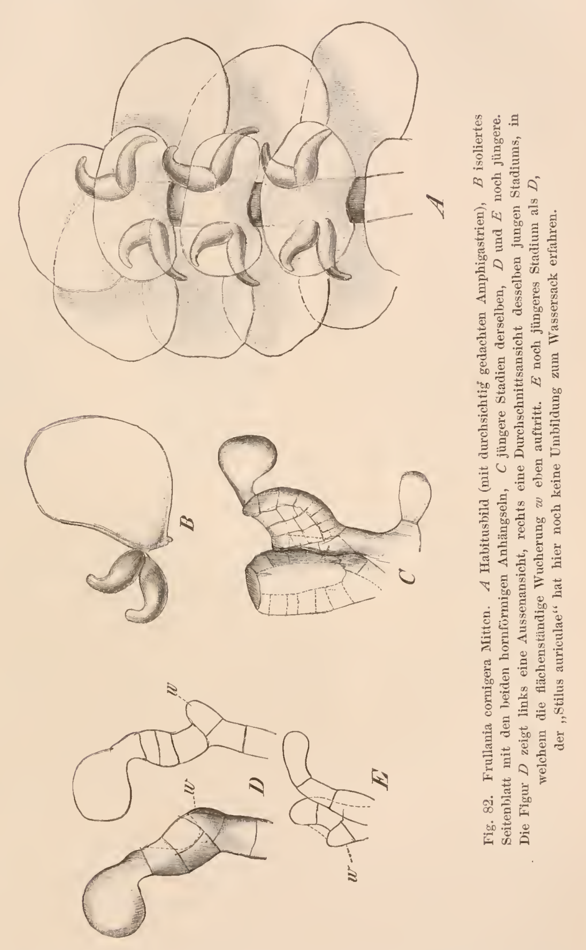


Fig. 82. Frullania cornigera Mitten. *A* Habitusbild (mit durchsichtig gedachten Amphigastrien), *B* isoliertes Seitenblatt mit den beiden hornförmigen Anhängseln, *C* jüngere Stadien derselben, *D* und *E* noch jüngere. Die Figur *D* zeigt links eine Aussenansicht, rechts eine Durchschnittsansicht desselben jungen Stadiums, in welchem die flächenständige Wucherung *w* eben auftritt. *E* noch jüngeres Stadium als *D*, der „Stilus auriculae“ hat hier noch keine Umbildung zum Wassersack erfahren.

so hat z. B. Polyotus claviger auf der Unterseite des Stämmchens vier Reihen keulenförmiger Wassersäcke, die dadurch zustande kommen,

dass auch an jedem Amphigastrium sich gewöhnlich zwei Blattzipfel zu Wasserbehältern ausbilden; bei P. Menziesii tragen die Amphigastrien bald einen bis zwei, bald keine Wassersäcke, an den Seitenblättern sitzen oft zwei, unter Umständen sogar drei dieser Organe, deren Mündungen in charakteristischer Weise umsäumt sind. In allen diesen Fällen bei Polyotus sind also die Wasserbehälter ungebildete Blattzipfel. (Eingehenderes a. a. O. in den Buitenzorger Annalen.)

Als letzter Fall sei hier nur der verwickeltste, und bezüglich seiner biologischen Bedeutung am wenigsten aufgeklärte erwähnt: derjenige, in welchem der Eingang zu den Wassersäcken verschlossen ist durch eine bewegliche Klappe. Eine derartige Einrichtung ist bis jetzt bei Arten zweier Gattungen, Colura und Physiotium, nachgewiesen. Nur ein Fall sei hier als Beispiel herausgegriffen: der von Physiotium majus. Es ist dies ein stattliches, dichtbeblättertes Lebermoos, welches, soweit darüber genauere Angaben vorliegen, in der durch Wolkennebel feuchten Bergregion wächst. Fig. 83 zeigt ein Blatt in ausgebreiteter Lage. An Stelle des Blattunterlappens befindet sich ein nur mit enger, eigentümlicher Mündung nach aussen sich öffnender Sack. Scheinbar findet sich nahe an der Stelle, wo sich der letztere dem Blattoberlappen ansetzt, eine ziemlich grosse, rundliche Öffnung. In Wirklichkeit aber ist hier nur eine Einstülpung der Schlauchwand vorhanden, welche sich nach unten verbreitert und deshalb doppelt umgrenzt erscheint. Am untern Ende dieser Einstülpung findet sich die Eingangsöffnung, gebildet von zwei Blattlappen, welche wie die Schalen einer Muschel aufeinanderliegen (vgl. Fig. 83, *II*), der eine derselben aber, welcher gewölbt ist, ist fest, der andre besitzt an seiner Basis ein Gelenk, und stellt so eine bewegliche Klappe dar. Das Gelenk wird durch einen abweichenden Bau des Zellnetzes an der Basis der Klappe gebildet, wo die Klappe auch etwas verschmälert ist (vgl. Fig. 84). Hier befinden sich, wie ein Blick auf die Figur zeigt, Zellen, die quer zur Längsachse der Klappe gestreckt und weniger verdickt sind, als die übrigen Klappenzellen, und so eine leichte Beweglichkeit der Klappe an dieser Stelle ermöglichen. Leider ist die Entwickelungsgeschichte des ganzen Gebildes noch nicht bekannt, sie würde um so interessanter sein, als bei anderen Physiotium-Arten viel einfachere Bildungen vorkommen, welche wichtige, auch bei dem Versuche, über die phylogenetische Entstehung dieser Gebilde eine Anschauung zu gewinnen, sehr zu berücksichtigende Vergleichspunkte bieten.

Ähnliche Einrichtungen, wie die eben kurz skizzierten, waren bis jetzt nur bei einer „tierfressenden“ Pflanze“, Utricularia, bekannt. Diese besitzt Blattorgane, welche schlauchförmig sind, und ebenfalls auch ein nach innen sich öffnendes Klappenventil, und diese Organe fangen, wie man sich auch an tropischen Utricularien leicht überzeugen kann, kleine Tiere oft in grosser Menge, und es kann keinem Zweifel unterliegen, dass die Zersetzungsprodukte dieser Tiere von der Utricularia aufgenommen und als Nährstoffe verwendet werden. Es liegt nahe,



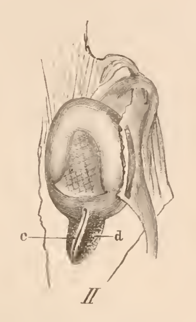


Fig. 83. Physiotium majus. *I* Blatt mit dem „Blattohr“ flach ausgebreitet, vergrössert. *II* Eingangsöffnung frei präpariert, stärker vergrössert und von unten gesehen; *c* u. *d* die beiden, die Mündung verschliessenden Lappen.

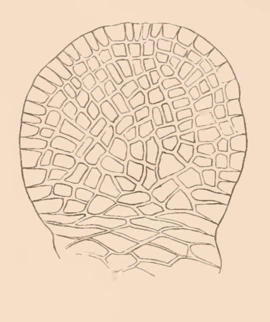


Fig. 84. Physiotium majus, „Klappe“ des Wassersackes, stark vergrössert.

bei Physiotium und Colura ein ähnliches Verhältnis anzunehmen, und das um so eher, als man nicht nur bei diesen, sondern auch in den offenen, klappenlosen Wasserbehältern anderer Lebermoose in der That oft genug Tiere antrifft. Und zwar sind es bei unseren einheimischen Frullanien und bei Radula Rotatorien, welche man in den „auriculae“ in Ein- oder Zweizahl antrifft, oft sind an einem Zweige alle Wassersäcke mit Insassen versehen, welche bei Befeuchtung sich ausstrecken und ihre Räderorgane in Thätigkeit setzen. Es lässt sich leicht feststellen, dass diese Tiere, die sich auch bei Lejeunien finden, nicht schmarotzen, und andere Tierformen, so kleine Crustaceen, ferner Anguillulae, habe ich bei den Blättern von Colura calyptrifolia u. a. gefunden. Die Rotatorien, welche die Wasserbehälter von Frullania und Radula bewohnen, finden hier einen geschützten, feuchten Wohnplatz, und da sie ebenso wie Frullania

Trockenperioden zu ertragen vermögen, so erklärt sich ihr häufiges Vorkommen mit den genannten Lebermoosen zusammen. Zelinka*) will neuerdings in diesem Zusammenvorkommen von Rädertieren und Lebermoosen noch etwas weiteres sehen, als einen einfachen „Raumparasitismus“ der ersteren. Er spricht die Vermutung aus, „vielleicht war es der Reiz der sich ansetzenden Rädertiere an den flachen, nicht gewölbten Blattunterlappen, die einfach ohrförmig, ohne kappenartige Aufblähung waren, wie solche bei vielen noch jetzt lebenden Lebermoosen zu finden sind, der die Unterlappen veranlasste, eine Gegenreaktion durch Einwölben der gereizten Stellen auszuführen“. Diese Annahme ist indes ohne jeglichen positiven Hintergrund, was sollte denn die Rotatorien veranlasst haben, sich an die Blattunterlappen anzusetzen? Ganz abgesehen davon, dass wir jetzt thatsächlich ohne jeglichen Reiz von seiten der Tiere die auriculae sich entwickeln sehen, möchte ich namentlich noch auf die oben angeführte Thatsache hinweisen, dass bei längere Zeit feucht gehaltenen Frullanien die Bildung der „auriculae“ unterbleibt, obwohl die Rotatorien auch jetzt noch vorhanden sind. Nehmen wir dagegen an, dass dieselben die — ganz unabhängig von ihnen entstandenen — Blattohren aufsuchen, weil sie ihnen einen, bei Befeuchtung sich mit Wasser füllenden Schlupfwinkel bieten, so ist das gegenseitige Verhältnis beider ganz in Übereinstimmung mit anderen Thatsachen erklärt.**) Möglich ist es ja, dass die Tiere auch von dem von den Blattohren bei der Assimilation ausgeschiedenen Sauerstoff profitieren, und ihrerseits den Blattohren irgend einen kleinen Vorteil bringen. Aber tausende von Blattohren sind auch ohne Rotatorien und gedeihen ebensogut. Wenn Zelinka ferner meint, die Abwesenheit von Nostoc in den Blattohren stehe in Beziehung zu der Anwesenheit von Rotatorien, welche eine Art „Sicherheitspolizei“ ausüben, so muss ich auch diese Vermutung als einen haltlosen Ausfluss moderner Zweckmässigkeitshascherei bezeichnen. Denn auch wo die Rotatorien fehlen, fehlt Nostoc (und andere „Algen“). Die endophytisch vorkommenden Nosto-

*) Studien über Rädertiere, Zeitschr. für wissensch. Zoologie. XXIV. Bd., pag. 396 ff.

**) Namentlich ist zu beachten, dass in den Rasen der Moose (auch der Laubmoose) eine reiche Fauna merkwürdiger niederer Tiere vertreten ist, Rhizopoden, Infusorien, Bryozoen etc. Vgl. Greeff, Über Landprotozöen, Sitzungsber. der Gesellsch. zur Beförderung der ges. Naturw. zu Marburg. 1888, pag. 90 ff.

caceen dringen nun in den genauer bekannten Fällen überhaupt nicht in beliebige Hohlräume ein, sondern in solche, welche mehr oder minder von Schleim erfüllt sind. Dies ist bei den Blattohren der beblätterten Lebermoose (welche weder morphologisch noch biologisch mit den „Blattohren" von Blasia etwas zu thun haben) nicht der Fall. Übrigens sind die Rotatorien, welche die einheimischen Lebermoose bewohnen, wie mir mein Kollege Greeff mitteilt, keineswegs auf die letzteren beschränkt, womit also die Annahme einer „Symbiose" eine weitere Stütze verliert.

Die Vermutung, dass die mit Klappenverschluss versehenen Blattorgane von Physiotium und Colura Tierfallen seien, wird sicherlich auftauchen, wenn sie es nicht schon ist. Eine solche Funktion aus den eben mitgeteilten Thatsachen zu schliessen, ist aber ganz verfehlt. An und für sich wäre ja ein solches Verhältnis ganz wohl möglich. Warum sollten „tierfressende" Pflanzen nicht auch bei den Moosen vorkommen? Kann man nachweisen, dass die in den Blattschläuchen vorhandenen Tiere dort infolge ihrer Gefangenschaft absterben, und dass ihre Körpersubstanz von der Pflanze aufgenommen wird, so wäre der Nachweis geliefert, dass es sich hier um ähnliche Vorgänge handelt, wie bei Utricularia u. a. Einstweilen fehlt aber ein solcher Nachweis ganz und gar, und wir können nur sagen, dass die Funktion der Klappen uns rätselhaft ist.

Die Thatsache, dass die Hohlräume, welche oben als Wasserbehälter bezeichnet wurden, Wasser auch wirklich aufnehmen, ist leicht festzustellen. Und wenn nach einer Sommernacht durch den Tau oder infolge der Benetzung der Baumstämme durch Herbstnebel ein Frullaniarasen mit Wasser vollgesogen ist, so findet man auch die Wassersäcke mit Wasser gefüllt. Es sind dieselben vor sehr rascher Verdunstung dieses Wassers einigermassen durch ihre Lage unter den Oberlappen der Blätter, zwischen diesen und dem Stamme, geschützt, und ohne Zweifel wird ein Teil dieses Wassers (und der darin gelösten Stoffe) von der Pflanze aufgenommen, während ein andrer — wohl der grössere — verdunstet.

Spezifisch terrestrische, an konstant feuchten Orten lebende beblätterte Lebermoose besitzen, wie ich früher nachgewiesen habe, kapillare Wasserbehälter nicht. Wohl aber können einige, wie z. B. unter den einheimischen Trichocolea Tomentella, durch fein zerschlitzte, dichtgedrängte Blätter ein System kapillarer Hohlräume bilden, welches Wasser wie ein Schwamm aufsaugt und festhält.

Auch die Wurzeln einiger Epiphyten sind in höchst eigentümlicher Weise der Wasseraufnahme angepasst. Gewöhnliche, in der Erde wachsende Wurzeln nehmen das Wasser in weitaus den meisten Fällen auf durch die Wurzelhaare, welche bestimmte Regionen der Wurzel als sammtiger Pelz dicht bedecken und mit den Bodenteilchen fest verwachsen. Die Wurzeln vieler Epiphyten verhalten sich, wenn sie auf dem Baume den nötigen Boden vorfinden, ohne Zweifel ebenso; manche derselben aber kriechen auch auf der nackten Rinde oder hängen büschelweise frei herab, und sind trotzdem im stande, wenn sie befeuchtet werden, grössere Wassermengen festzuhalten. Es sind dies die „Luftwurzeln" vieler Orchideen und mancher Aroïdeen. Beide Monokotyledonen-Familien sind nicht nahe miteinander verwandt. Der Bau ihrer Wurzeln bietet eines der vielen Beispiele dafür, dass unter denselben äusseren Verhältnissen lebende Pflanzen gleichartige Anpassungen zeigen, auch wenn sie einander im System durchaus nicht nahe stehen.

Die Wurzeln der oben genannten Pflanzen sind dadurch ausgezeichnet, dass sie bekleidet sind mit einer wasseraufsaugenden Hülle, dem „Velamen". Dass in der That die Wasseraufsaugung die Funktion dieser Hülle ist, geht aus dem Nachfolgenden wohl zur Genüge hervor. Bisher war die über die Verrichtung der Hülle herrschende Ansicht*) eine andre. Schleiden hatte die Ansicht aufgestellt, die Orchideenluftwurzeln seien im stande, atmosphärische Dünste zu kondensieren, und dieser Auffassung haben sich Chatin, Leitgeb**) und andere angeschlossen, man dachte dabei an Ammoniak, Wasserdampf etc. In der That ist nun auch zu erwarten, dass die poröse Luftwurzelhülle wie andere poröse Körper im stande ist, Gase zu kondensieren. Um dies nachzuweisen, wurden Luftwurzeln von Odontogloss. Barkeri unter eine Glocke in einen abgeschlossenen Raum gebracht, welchem Ammoniak zugeführt wurde. Die Wurzeln verweilten darin einige Zeit, wurden dann in Wasser gelegt und in demselben unter die Luftpumpe gebracht; mit dem Nesslerschen Reagens liess

---

*) Nur Duchartre (s. u.) und Schimper (Über Bau- und Lebensweise der Epiphyten Westindiens, bot. Centralblatt 1884, pag. 11 des Separatabdrucks), geben, soweit ich die Litteratur übersehe, die Funktion des Volumens richtig an.

**) Leitgeb, Die Luftwurzeln der Orchideen, Denkschr. der Wiener Akademie, math.-naturw. Klasse, 1864, pag. 215: „in dieser Eigenschaft, verschiedene in der Atmosphäre vorhandene Gase und Dünste zu kondensieren, dürfte denn auch die Hauptwirksamkeit der Wurzelhülle gelegen sein."

sich nachweisen, dass die Wurzeln Ammoniak absorbiert hatten, selbstverständlich war zuvor das (zweimal) destillierte Wasser ebenso wie die Luftwurzelhülle auf Anwesenheit von Ammoniak geprüft worden. Geringe Mengen von Ammoniak etc. mögen also von den Wurzeln auch im Freien absorbiert werden, aber diese Thätigkeit tritt ganz und gar zurück gegen die andre, Wasser (welches in vielen Fällen verwertbare Stoffe in Lösung enthalten wird) in grösserer Menge festzuhalten und der Pflanze zuzuführen (wenigstens zum Teil), gerade so wie bei den kapillaren Wasserbehältern vieler Lebermoose und den porösen Zellen im Blatte von Sphagnum und Leucobryum. Man braucht nur einmal in der Bergregion eines Tropenwaldes eine Morgenexkursion gemacht zu haben, um zu wissen, wie nass der Wald auch nach einer regenlosen Nacht ist*), und dass die Luftwurzelhülle den Orchideen eben ermöglicht, von dem Tau und ebenso vom Regen eine grössere Menge aufzunehmen. Ich kann also die Schleiden-Chatin-Leitgebsche Ansicht nicht für richtig halten. Zudem hat Duchartre**) schon vor längerer Zeit nachgewiesen, dass Orchideenluftwurzeln in einem Gewächshause mit feuchter Luft nicht im stande sind, den Transpirationsverlust durch Aufnahme von Wasserdampf (selbst wenn man die Wurzeln eines Dendrobium z. B. in eine tubulierte, mit Wasser abgeschlossene Glasglocke bringt) zu decken, während bei Befeuchtung der Wurzeln nachweislich genügende Wassermengen aufgenommen werden. Das wissen die Gärtner auch ganz gut, denn bei der „Blockkultur“ epiphytischer Orchideen werden die Luftwurzeln von Zeit zu Zeit in Wasser resp. verdünnte Jauche getaucht, und dies, nicht aber die „Kondensation verschiedener in der Atmosphäre vorhandener Dünste und Gase“***) erklärt das Gedeihen dieser Pflanzen ohne oder mit einem Minimum von Erde. Schon Chatin hat darauf aufmerksam gemacht, dass im allgemeinen eine Beziehung zwischen der Ausbildung der Wurzelhülle und der Beschaffenheit der Laubblätter bei den Orchideen bestehe, indem diejenigen Orchideen, deren Wurzelhülle nur schwach entwickelt ist, fleischige Laubblätter besitzen und umgekehrt. In der That ist leicht verständlich, dass

*) Die Taubildung beginnt schon abends, sie erklärt sich dadurch, dass die aus den warmen Niederungen aufsteigende, mit Wasserdampf geschwängerte Luft in der Bergregion sich beträchtlich abkühlt.

**) Duchartre, Expériences sur la végétation des plantes épiphytes. Journal de la soc. imp. et centrale d'horticulture 1856, pag. 67.

***) Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie pag. 160 (nach Leitgeb).

eine Pflanze, welche Wasserspeicher besitzt, weniger auf rasche Wasseraufnahme angewiesen zu sein braucht. Allein hier wie in anderen derartigen Fällen werden wir auf eine durchgreifende Giltigkeit dieser Regel nicht rechnen dürfen, denn manche Pflanzen zeigen eine Steigerung von Verhältnissen, welche uns, wenn wir andere Pflanzen damit vergleichen, überflüssig erscheint. Ich erinnere hier daran, dass, wie oben nachgewiesen wurde, zwar bei Cereus tuberosus eine Beziehung zwischen der Bildung wasserreicher Wurzelknollen und der geringen Sukkulenz der Sprossachsen besteht, dass aber andererseits auch Sukkulenten mit wohlausgebildeten oberirdischen Wasserspeichern zugleich auch unterirdische besitzen.

Die Besprechung des anatomischen Baues der Wurzelhülle kann hier, unter Verweisung auf die botanischen Handbücher, kurz erledigt werden. Ist die Wurzelhülle der Orchideenluftwurzeln einigermassen stark entwickelt, so erscheint sie als silberweisse Haut, welche aus toten, im trocknen Zustande lufthaltigen Zellen zusammengesetzt ist. Die Zahl der Zellschichten der Wurzelhülle schwankt von eins (Vanilla planifolia u. a.) bis achtzehn (Cyrtopodium sp.).

Die Zellen der Hülle sind ausgesteift durch Verdickung ihrer Wände, welche meist in Form von der Innenwand aufgesetzten Fasern erfolgt. Unter der Hülle liegt eine Schicht von Zellen, die äussere Endodermis (Exodermis Strasburgers, Fig. 85), welche aus zweierlei Zellformen besteht: langgestreckten, protoplasmaleeren, deren Aussenwände bei manchen Arten stark verdickt sind, und zwischen ihnen regelmässig eingestreuten kürzeren, protoplasmaführenden, denen ohne Zweifel die Funktion zukommt, das von der Hülle aufgenommene Wasser dem Rindengewebe der Wurzel zuzuführen, während die übrigen Endodermiszellen hauptsächlich als Schutz der Wurzel gegen Austrocknung dienen, dessen eine Luftwurzel natürlich mehr bedarf, als eine im Boden wachsende. Es tritt dies besonders deutlich da hervor, wo die Endodermis den Abschluss der Wurzel nach aussen bildet, wie dies bei älteren Luftwurzeln mancher Arten, wo die Hülle (das „Velamen") abgeworfen wird, und namentlich bei den unten zu beschreibenden dorsiventralen Luftwurzeln von Taeniophyllum u. a. Bei den hier untersuchten Arten zeigten sich die Endodermiszellen stark verkorkt (teilweise auch zugleich verholzt), was mit der eben angedeuteten Funktion ohne Zweifel zusammenhängt.

Es fragt sich nun, worauf die rasche Wasseraufsaugung beruht. Ist es eine einfache Kapillaritätserscheinung, wie bei Leucobryum

und Sphagnum, so müssen sich in den Zellhäuten der Hülle Durchbrechungen nachweisen lassen. Löcher in den Membranen der Zellen der Wurzelhülle liessen sich auch in mehreren Fällen schon nach Färbung mit Chlorzinkjod nachweisen (Vanda furva u. a.). Sie entsprechen nicht selten dem vollen Abstand zweier sekundärer Verdickungsfasern und treten besonders deutlich nach der Peripherie hin auf. Auch die von Leitgeb angestellten Injektionsversuche mit

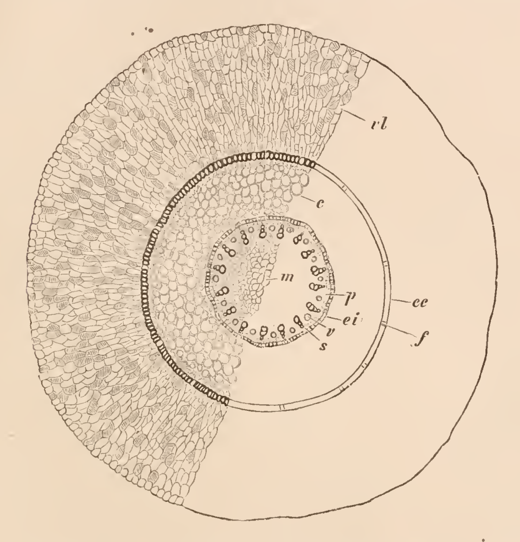


Fig. 85. Querschnitt durch eine Luftwurzel von Dendrobium nobile (nach Strasburger). *vl* Luftwurzelhülle (Velamen), *ee* äussere Endodermis (Exodermis), *f* Durchlasszellen derselben, *ei* innere Endodermis, welche das axile Gefässbündel umschliesst.

feinverteiltem Zinnober wurden mit ähnlichem Erfolge wiederholt, doch waren Zinnoberteilchen nur in den äusseren Schichten der Hülle von unter der Luftpumpe injizierten Luftwurzeln in grösserer Menge nachweisbar.

Auch das Vorkommen von Algenzellen in der Luftwurzelhülle älterer Teile zeigt, dass Durchlöcherungen vorhanden sind, und das rasche Aufsteigen des Wassers in der Luftwurzelhülle, ähnlich wie in einem Stücke Filtrierpapier, spricht ebenfalls für Kapillarität. Indes scheint mir noch nicht hinreichend erwiesen, ob nicht doch bei der

Wasseraufnahme die Beschaffenheit der Membran der Wurzelhüllezellen eine wichtige Rolle spielt. Die Membranen der Wurzelhüllezellen sind, wie de Bary schon angegeben hat, verholzt, mit Ausnahme derjenigen der äussersten Schicht, wie denn überhaupt die Intensität der Verholzung, soweit mikrochemische Färbung ein Urteil gestattet, nach aussen abzunehmen scheint. Ausserdem liess sich aber bei den untersuchten Arten auch eine Verkorkung nachweisen, wieder mit Ausnahme der äussersten Schicht (Vanda furva, V. tricolor, Odontoglossum Barkeri, Rodriguezia planifolia; Epidendron nocturnum — falls die im hiesigen Garten unter diesem Namen kultivierte Art, welche jedenfalls eine andre, als die von Janczewski untersuchte ist, richtig bezeichnet ist).

Dass die Hülle, namentlich wo sie mächtiger entwickelt ist, auch die Transpiration der Luftwurzeln heruntersetzt, geht aus Wägungen hervor, welche mit Epidendron nocturnum angestellt wurden. Die Luftwurzeln wurden in acht 4 Centimenter lange Stücke zerschnitten und die Schnittflächen mit Paraffin verschlossen. Es wurde dann von vier Stücken die Hülle durch Abschaben möglichst vorsichtig bis auf die Endodermis entfernt. Bei Luftwurzeln mit Hülle ergab sich ein Transpirationsverlust von 7,3 Proz., bei denen ohne Hülle (im Mittel von vier Wägungen) ein solcher von 20,2 Proz. (in der trocknen Luft eines geheizten Zimmers im Verlaufe von 24 Stunden). Bei zwei Luftwurzelstücken ohne Hülle (welche bei dem Mittel nicht in betracht gezogen wurden) war die Endodermis durch Bruch verletzt, hier ergab sich ein Transpirationsverlust von (im Mittel) 38,5 Proz., was darauf hinweist, dass die Endodermis als Schutz gegen rasche Austrocknung sehr bedeutend in betracht kommt, denn die Verletzung der Endodermis war nur eine verhältnismässig unbedeutende.

Von sonstigen Wägungen führe ich nur an, dass frische Wurzeln von Epid. nocturnum, welche, um das in der Hülle etwa vorhandene Wasser zu beseitigen, zuvor 24 Stunden im Zimmer gelegen hatten, und dann (nachdem die Schnittflächen schon vorher mit Paraffin verschlossen waren) in Wasser getaucht wurden, 44 Proz. ihres Gewichts aufnehmen*), eine Wurzel von Rodriguezia planifolia nahm sogar 80 Proz. auf, auch alte, durch Austrocknen getötete Wurzeln nehmen in ihrer Hülle verhältnismässig beträchtliche Wassermengen auf.

Bei solchen mit Wasser vollgesogenen Luftwurzeln zeigt sich eine

*) Im Mittel aus Wägungen von fünf Wurzelstücken. Die Gewichtsabnahme in den 24 Stunden hatte 2,59 % im Mittel betragen.

merkwürdige Erscheinung, auf deren Bedeutung Schimper zuerst aufmerksam gemacht hat. Es verschwindet bald die weisse Farbe, die Luft wird verdrängt, und das grüne Rindenparenchym schimmert durch. Aber nicht die ganze Wurzeloberfläche erscheint grün, es bleiben einzelne weisse Streifen resp. Flecke übrig, Stellen, an denen die Hülle für Wasser undurchlässig ist, während Gase dieselben leicht passieren. Das assimilierende Parenchym unter diesen Streifen ist bei Aëranthes funalis (und wahrscheinlich auch bei anderen Arten) reich an Intercellularräumen, so dass der Schluss gerechtfertigt erscheint, „dass die weissen Streifen als Durchgangszellen für ein- und austretende Gase dienen, dass sie, in anderen Worten, die bei assimilierenden, in der Luft befindlichen Organen nie fehlenden Spaltöffnungen ersetzen“.

In dem Rindengewebe der Orchideenluftwurzeln ist nach dem eben Erwähnten Chlorophyll enthalten, die Luftwurzeln können also bei Beleuchtung assimilieren. In gewöhnlichen Fällen tritt die Assimilationsthätigkeit natürlich zurück gegen diejenige der Blätter. Es gibt aber eine Anzahl Orchideen, bei denen das Umgekehrte eintritt, und im extremsten Falle die Blätter zu kleinen, braunen Schuppen verkümmert sind, während die Wurzeln allein als Assimilationsorgane dienen; wie mir scheint, gibt es Übergänge von dem gewöhnlichen zu dem eben geschilderten Verhalten, wenigstens finde ich in meinen Notizen aus Java eine (unbestimmte) Orchidee erwähnt, welche „fast gar keine Blätter“, aber breite, bandförmige, dem Baumstamme angedrückte Wurzeln besitzt. Im physiologischen Sinne vollständig blattlos ist das in Buitenzorg auf Palmstämmen etc. häufig wachsende Taeniophyllum Zollingeri, von welchem Fig. 86 ein Habitusbild gibt. Grüne Blätter besitzt diese Pflanze überhaupt nicht, und dass die Blätter als kleine braune, den Vegetationspunkt bedeckende Schuppen vorhanden sind, tritt erst bei eingehenderer Untersuchung hervor. Die Wurzeln sind, wie Fig. 86 zeigt, abgeflacht, und zwar ist die abgeflachte Seite die dem Lichte zugewendete, während die dem Stamme anliegende etwas konvex gewölbt ist. Die dem Baumstamme angeschmiegten Wurzeln sind hier gleichzeitig Haft- und Assimilationsorgane, bei einer am Gedeh in einer Höhe von ca. 7000 Fuss gefundenen (vielleicht ebenfalls zu Taeniophyllum gehörigen) Art hingen einzelne der Wurzeln auch frei herunter. Der Bau der Wurzel ist ein ausgesprochen dorsiventraler, Rücken- und Bauchseite sind voneinander verschieden (Fig. 87). Auf der dem Lichte zugekehrten

Rückenseite ist die Wurzelhülle nur noch in Resten nachweisbar, die „Endodermis“ (E) begrenzt hier die Wurzel nach aussen, und ihre Aussenwände (und ein Stück der Innenwand) sind stark verdickt. Auf der Unterseite der Wurzel dagegen befindet sich eine zwei- bis dreischichtige Wurzelhülle, und hier (wo der Schutz gegen Wasser-



Fig. 86. Taeniophyllum Zollingeri. Habitusbild einer älteren Pflanze.
$\mathcal{J}$ Inflorescenz; die zu kleinen Schuppen verkümmerten Laubblätter sind nicht sichtbar.

verdunstung weniger in betracht kommt) sind die Wände der Endodermiszellen höchstens halb so stark verdickt, wie an der Aussenseite. Auf der Unterseite entspringen Wurzelhaare, mittelst deren die Wurzel am Baume sich befestigt. Die Hülle auf der Oberseite geht schon sehr früh verloren. Dass bei einer Pflanze, bei welcher die transpirierende Oberfläche durch Verkümmerung der Blätter so sehr verringert ist, wie hier, auch das wasseraufsaugende Velamen entsprechend verringert sein kann, leuchtet ohne weiteres ein. Man

könnte vermuten, dass wenigstens bei der Keimpflanze grüne Laubblätter zustandekommen, allein dies ist nicht der Fall.

Die Samen von Taeniophyllum, frisch ausgesäet, keimen sehr leicht, z. B. auf feuchtgehaltenem Filtrierpapier, zahlreiche Keimpflanzen fand ich auf Palmen im Buitenzorger Garten. Der grüne Embryo ist, wie dies bei den Orchideen ja die Regel ist, ein kleiner,

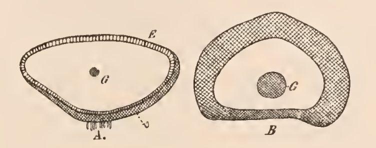


Fig. 87. *A* Querschnitt durch die Wurzel von Taeniophyllum Zollingeri, vergrössert. *v* die Hülle (schraffiert), *E* Endodermis, *G* Gefässbündel. *B* Querschnitt einer, einem Topf angeschmiegten Wurzel von Epidendron nocturnum. (M. G.)

ungegliederter Zellkörper. Anfangs sind die Keimpflanzen äusserst klein, man kann sie aber auch in diesem Zustande schon unterscheiden durch ihre gegen das grauliche Grün der Luftwurzeln abstechende hellere grüne Farbe, und durch die Gestalt ihres hypoko-

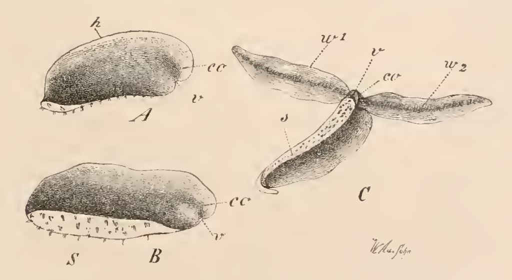


Fig. 88. Keimung von Taeniophyllum Zollingeri, ca. sechsmal vergrössert. *h* hypokotyles Glied, *co* rudimentäres Kotyledon, *v* Vegetationspunkt, w_1 w_2 flache grüne, in der Nähe des Vegetationspunktes entstandene Wurzeln, *s* Haftorgane.

tylen Gliedes. Die Keimpflanze zeigt nämlich, wenn sie etwas herangewachsen ist, eine Andeutung der Gliederung, wie sie sonst monokotylen Embryonen, so lange sie noch im Samen sind, zukommt. Die Hauptmasse des Keimlings wird gebildet durch das hypokotyle Glied, dieses zeigt vorne eine kleine Einbuchtung, in welcher der Sprossvegetationspunkt (*v* Fig. 88, *A*) liegt, und endigt in einen flossenähnlichen Anhang, den Kotyledo (*co*). Während nun bei anderen Orchi-

deenkeimlingen das hypokotyle Glied vielfach knollenförmig anschwillt, ist dies bei Taeniophyllum nicht der Fall. Es hat hier doppelte Funktion: den Keimling anzuheften und zu assimilieren. Auch das hypokotyle Glied ist ausgesprochen dorsiventral gebaut: seine dem Stamme anliegende Seite ist flach, ich will sie die Sohle nennen, der Rücken hat die Gestalt einer Messerklinge im kleinen, und unterscheidet sich dadurch leicht von den, auf dem Rücken abgeflachten Wurzeln. Übrigens ist das hypokotyle Glied, wie auch z. B. Fig. 88, *C* zeigt, häufig gekrümmt, es ist der einzige Teil der vegetativen Pflanze, welcher Spaltöffnungen besitzt. Auf der Sohle des hypokotylen Gliedes entspringen die Haftorgane, in eigentümlich umgrenzten Gruppen stehende „Wurzelhaare", welche offenbar einen klebenden Stoff aussondern. An der in Fig. 88, *C* abgebildeten Keimpflanze haben sich am Sprossvegetationspunkte schon zwei abgeflachte Wurzeln gebildet, noch ehe Blattanlagen aufgetreten sind, es befinden sich am Vegetationspunkte nur kolbige Drüsenhaare. Auch später, wenn sich bei älteren Taeniophyllumpflanzen schon ein Stämmchen gebildet hat, treten die Wurzeln an demselben in gegen den Vegetationspunkt hin fortschreitender Reihenfolge auf, und die jüngsten Wurzeln stehen dem Vegetationspunkte nahe. So gleichen diese, Blattfunktion versehenden Wurzeln auch in ihrem äusserlichen Auftreten Blättern, mit denen sie, dem Namen nach zu urteilen, der Autor*) der Gattung wohl auch verwechselt hat, die Einschnürungen, welche man an manchen Wurzeln findet, rühren wohl von periodischen Unterbrechungen des Wachstums her, oder von einer Beschädigung und darauffolgender Neubildung der Wurzelspitze, wie Janczewski**) dies für Aeranthes fasciola beschrieben hat, deren Wurzeln anatomisch viel mit denen von Taeniophyllum gemeinsam haben. Auch bei dieser Orchidee sind die Blätter verkümmert und die Wurzeln die Assimilationsorgane, und so ist es noch bei einer grösseren Anzahl von Arten, z. B. Angraecum funale, A. Lindenii, globulosum, tenue, Sacchochilus usneoïdes***) u. a. Vielleicht sind diese Arten aus Formen hervorgegangen, bei denen, wie bei Vanilla aphylla Bl., V. Phalaenopsis Rchb., Angraecum aphyllum Ldl., die Blätter nur in Form grüner Schuppen

---

*) Blumes Originaldiagnose ist mir unzugänglich.

**) Organisation dorsiventrale dans les racines des Orchidées. Ann. des scienc. nat. 1885.

***) Diese Pflanze soll im Frühling einige rasch hinfällige rötliche Blätter treiben.

vorhanden sind, und, wie es scheint, der chlorophyllhaltige Stamm an der Assimilation hauptsächlich mitbeteiligt ist. Denken wir uns die Internodien verkürzt, die Blätter früh zu braunen Schuppen verkümmert, die Wurzeln abgeflacht, so erhalten wir das Verhalten von Taeniophyllum u. a. Ob die Abflachung der Wurzeln des letzteren zu äusseren Einwirkungen, namentlich zum Lichte, in Beziehung steht, habe ich nicht untersucht. Janczewski*) hat neuerdings die dorsiventralen Orchideenluftwurzeln genauer behandelt. Bei den meisten Orchideen sind alle Luftwurzeln (annähernd) radiär, nach allen Seiten hin gleichmässig ausgebildet, so sind z. B. bei Eria laniceps die Wurzeln gleichgebaut, mögen sie nun in das Substrat eindringen, oder an der Luft wachsen. Bei anderen, z. B. Epidendron nocturnum, Sarcanthus rostratus, Phalaenopsis amabilis, zeigen die in der Luft bei einseitiger Beleuchtung gewachsenen Wurzeln Verschiedenheiten im Bau der Wurzelhülle auf Licht- und Schattenseite, eine Differenz, welche, wie Janczewski für die beiden erstgenannten Arten experimentell gezeigt hat, durch das Licht direkt bedingt wird. Bei Ph. amabilis sind die im Substrate verborgenen Wurzeln cylindrisch und radiär, die am Lichte wachsenden in ähnlicher Weise abgeplattet, wie die von Taeniophyllum, also die dem Lichte zugekehrte Seite abgeflacht. Auf dieser Seite zeigt auch die aus zwei Schichten bestehende Wurzelhülle einen andern Bau, als auf der Schattenseite, welche, wenn sie einem festen Körper anliegt, Wurzelhaare entwickelt. Auf der Oberseite ist die äusserste Zellschicht voluminöser als die untere, und besteht aus isodiametrischen, mit oft netzförmig verbundenen Spiralverdickungen versehenen Zellen, die innere Zelllage besteht aus langgestreckten Zellen, deren Wand so stark verdickt ist, dass nur an einzelnen Stellen Tüpfel geblieben sind. Auf der Unterseite dagegen sind die beiden Lagen der Hülle einander ziemlich ähnlich, vor allem also ist die starke Verdickung der zweiten Zelllage der Wände nicht vorhanden, auch die Endodermiszellen auf der Unterseite sind weniger stark verdickt als die auf der Oberseite, beides Erscheinungen, welche uns, teleologisch betrachtet, leicht verständlich erscheinen, da bei einer dem Substrate anliegenden Wurzel die Oberseite natürlich eines stärkeren Schutzes gegen Transpiration bedarf als die Unterseite. Dagegen finden sich die weissen Durchlüftungsstreifen nur auf der Unterseite. Die Abflachung und der dorsiventrale Bau der Phalae-

*) Janczewski, Organisation dorsiventrale dans les racines des Orchidées. Ann. des scienc. nat. botaniques. 1885. VII. sér. t. 2.

nopsisluftwurzeln sind wahrscheinlich (ein experimenteller Beweis dafür liegt hier nicht vor, sondern nur die Thatsache, dass die im Substrate wachsenden Wurzeln cylindrisch und radiär sind) auch durch äussere Faktoren, namentlich das Licht bedingt. Wenn aber Janczewski sagt: „il paraît donc que les racines des Orchidées sont dans les même cas que les propagules du Marchantia et les prothalles des Fougerès, où la dorsiventralité est incontestablement provoquée par la lumière“ (a. a. O. pag. 13), so kann ich das nicht für richtig halten. Denn bei den Farnprothallien und Marchantiabrutknospen verhält sich die Sache so, dass wir an ihnen flache, auf beiden Seiten zunächst gleichgebaute Gebilde vor uns haben, aus denen später ein dorsiventrales hervorgeht. Das Licht bestimmt nun, welche der beiden Seiten sich zur Rücken-, welche sich zur Bauchseite entwickelt, aber radiär ausgebildete Farnprothallien oder Marchantiathallus lassen sich auch bei Lichtabschluss nicht erziehen.

Bei den ebenfalls flachen Luftwurzeln von Angraecum (Aeranthus) fasciola hängt dagegen die dorsiventrale Struktur nicht von äusseren Faktoren ab, sie bildet sich nach Janczewskis Untersuchungen im Finstern ebenso, wie im Lichte, und dasselbe ist für Taeniophyllum wahrscheinlich. Übrigens verdienen auch nach dieser Richtung hin die Orchideenluftwurzeln eine erneute Untersuchung, welche sich namentlich auch auf die Frage zu erstrecken haben wird, ob bei dorsiventralen Orchideenluftwurzeln nicht in einzelnen Fällen auch die Berührung mit einem festen Körper als formbestimmend in betracht kommt. So ist z. B. in Fig. 87, *B* ein Querschnitt einer Luftwurzel von „Epid. nocturnum“ dargestellt, welche der Oberfläche eines Topfes angeschmiegt gewachsen war. Hier ist ein dorsiventraler Bau unverkennbar, sowohl in der Beschaffenheit der Hülle, als in der des Wurzelparenchyms. Aber die dem Lichte zugekehrte Seite ist hier nicht, wie bei Phalaenopsis, Taeniophyllum u. a. die abgeflachte, vielmehr konvex, während die dem Substrate anliegende abgeflacht ist. Hier ist auch die (aus vier bis fünf Zelllagen bestehende) Hülle weniger entwickelt, die sie zusammensetzenden Zellen sind viel kleiner, als in den an die Luft grenzenden Teilen der Wurzelhülle.

Die Entwickelungsgeschichte zeigt, dass das Velamen der Orchideenluftwurzeln aus der Epidermis hervorgeht, eine eigenartige Weiterentwickelung derselben darstellt. Tritt dieselbe auch in verschiedenem Grade ein, so ist sie doch bei Orchideenluftwurzeln ganz allgemein verbreitet, nur eine Stenoptera-Art entbehrt dieselbe, soweit bis jetzt

bekannt*), während sonderbarerweise auch eine rein terrestrische Form, Epid. cinnabarinum, dieselbe besitzt, wobei freilich nicht ausgeschlossen ist, dass diese Art erst nachträglich wieder die terrestrische Lebensweise angenommen hat. Wie wir uns aber die Entstehung der Luftwurzelhülle vorzustellen haben, ist bis jetzt ganz unklar, so sehr auch der Vorteil derselben auf der Hand liegt, sie nehmen einerseits Wasser rasch auf und schützen andererseits mit gegen Verdunstung.

Ganz ähnlich verhalten sich bei einer andern Monokotylen-Familie, der der Bromeliaceen, bei den epiphytischen Formen die Blätter, welche, wie bei den Moosen, Flechten und anderen Thallophyten, im stande sind, das Wasser direkt durch ihre Oberfläche (allerdings nur an bestimmten Punkten derselben) aufzunehmen, und diese Eigentümlichkeit ist vielfach verknüpft mit einer Rückbildung der Funktion der Wurzeln als wasseraufnehmender Organe, die soweit gehen kann, dass die Wurzeln ganz verschwinden. Dieser extreme Fall findet sich verwirklicht bei der in vieler Hinsicht zu den merkwürdigsten Pflanzen zählenden Tillandsia usneoïdes. Dieselbe besitzt, wie angeführt, überhaupt keine Wurzeln, sie nimmt Wasser von aussen auf, ebenso wie die Moose und die Flechten, denen sie im äussern Aussehen von weitem so sehr gleicht.**) Die einzelnen Sprosse, welche die rossschweifähnlichen Bündel zusammensetzen, in denen die Pflanze von den Bäumen herabhängt, bestehen aus zahlreichen fadenförmigen Sprossen, welche an ihrer Basis abgestorben sind, die Rinde ist hier verschwunden und nur die centrale Partie des Sprosses übriggeblieben, welche als „vegetabilisches Rosshaar“ als Faserstoff viel Verwendung findet. Die Oberfläche der Blätter und Sprosse ist hier, wie bei anderen Bromeliaceen, bedeckt von einem Überzug schuppenförmiger Haare, welche bei den meisten Bromeliaceen wohl zunächst als Schutz gegen Verdunstung dienen; das ganze Blatt erscheint weisslich glänzend, wenn die dünneren Räume zwischen dem Blatte und den Schuppen Luft enthalten, rein grün, wenn die letztere durch Wasser verdrängt ist, dies geschieht bei anderen behaarten Blättern gewöhnlich

*) Schimper, Die epiphytische Vegetation Amerikas. Jena 1888. p. 47.

**) In Java könnte man als Stellvertreter von Tillandsia etwa das in den feuchten Bergwäldern in Form 2—5 Fuss langer Fäden von den Baumästen herabhängende schöne Moos Aërobryum speciosum Dozy et Molkbr. betrachten (vgl. Junghuhn, Java. I, 382), abgesehen von den Tillandsia ähnlichen Flechten, wie Usnea-Arten u. a.

nicht, da bei ihnen die Epidermis nur schwach benetzbar ist. Durch die Schuppen nun findet, wie Schimper nachgewiesen hat, ein leichtes Eindringen von Wasser (und der darin gelösten Stoffe) in das Blattgewebe statt, während die Oberhaut des Blattes selbst verhältnismässig sehr undurchlässig ist. Durch diese Schuppen also wird Wasser aufgenommen und dem Blatte zugeführt, und dies ist die einzige Art von Wasserzufuhr, welche der Pflanze zu Gebote steht.

Die übrigen epiphytisch lebenden Bromeliaceen zeigen ebenfalls eine Wasseraufnahme durch die Blätter, weichen aber in ihrer Gestaltung von Tillandsia usneoïdes ab. Sie besitzen rosettenförmig angeordnete Blätter von eigentümlicher Gestalt. Die Blattbasis ist nämlich löffelförmig erweitert und schliesst fast stets eine grössere oder geringere Wassermenge ein, und zwar wird das Wasser von den Blattbasen aufgenommen. Diese Eigentümlichkeit ist den Reisenden in Amerika natürlich vielfach aufgefallen. So sagt z. B. Martius bei Schilderung der Catingavegetation (vgl. oben pag. 26) von epiphytischen Bromeliaceen, dass sie grosse, dicht aneinanderliegende Blätter zeigen, die in ihren unteren Teilen Wasser (Regenwasser und Tau) lange Zeit festhalten, und durch Aufnahme desselben instandgesetzt sind, selbst dann zu blühen, wenn die Bäume, auf denen sie wachsen, in der trocknen Jahreszeit in den tiefsten Winterschlaf versenkt scheinen. So aber können sie die blattlosen Bäume durch ihre roten gelben oder blauen Blumenkronen und Brakteen (welche bei Bromeliaceen bekanntlich vielfach lebhafte, blumenkronenähnliche Färbung zeigen) schmücken. „Nicht selten gewähren diese Epiphyten Tieren eine Wohnstätte*), welche entweder das in ersteren aufbewahrte Wasser benützen, oder ihre Brut an diesen, auch in den trockenen, regenlosen Monaten feuchten Stellen absetzen. Wenn man derartige Blattrosetten unten ansticht, springt ein Wasserstrahl hervor; ich selbst habe öfter als einmal zu diesen vegetabilischen Wasserbehältern meine Zuflucht nehmen müssen, aber da sie voll von Laubfröschen und deren Larven, Spinnen, Phalangiden, ja sogar kleinen Baumschlangen waren, so konnte ich vor Ekel das Wasser (welches übrigens ziemlich kühl bleibt) erst nach sorgfältigem Seihen geniessen.“ Es geht aus dieser Schilderung hervor, dass die Blätter das Wasser aufnehmen müssen, und zwar wird es dem Gesagten zufolge in den allermeisten Fällen kein reines Wasser sein, sondern aus dem verwesten tierischen

*) Man vergleiche damit das oben über die Tiere in der Auriculae der Lebermoose Angeführte u. a.

und pflanzlichen Detritus Stoffe in Lösung erhalten, welche für die Epiphyten verwertbar sind, so dass sich diese Bromeliaceen in ihrer Ernährung teilweise denjenigen „Insektivoren“ nähern, bei denen eine Ausscheidung von verdauenden Enzymen nicht stattfindet, oder doch nicht nachgewiesen ist. Dass die Wurzeln bei der Wasseraufnahme hier ganz und gar untergeordnet sind, ergibt sich schon daraus, dass man (wie in der Flora, 1869, pag. 93 angeführt wird) in Südamerika Tillandsien oft an einem Faden an die Balkone anbindet, so dass die Pflanze frei in der Luft schwebt. Und doch wachsen und blühen sie in dieser Lage, weil sie Wasser durch die Blattbasen aufnehmen. Dies wird durch Schimpers Versuche bestätigt, welche zeigen, dass bei ausgesprochen epiphytisch wachsenden Bromeliaceen die Wurzeln selbst im günstigsten Falle nicht so viel Wasser aufnehmen, als von der Pflanze verdunstet wird.

Bei Exemplaren von Brocchinia Plumiëri, Caraguata lingulata, Guzmannia tricolor u. a. wurden die Wurzeln ganz abgeschnitten und die von den Blattbasen gebildeten Räume mit Wasser gefüllt; die Pflanzen blieben dann frisch (teilweise über drei Monate lang) und entwickelten sich weiter, während Pflanzen, denen man die Wurzeln gelassen hatte, welkten, wenn nur die Wurzeln begossen, den Blättern aber kein Wasser zugeführt wurde. Ohne Zweifel sind aber dieselben Pflanzen im stande, in lockerem, tiefgründigem Boden auch z. B. bei der Topfkultur Wurzeln zu bilden, die nicht nur, wie es bei diesen Epiphyten in der Natur der Fall ist, der Hauptsache nach Haftorgane darstellen, sondern auch bei der Wasserversorgung eine ausgiebigere Rolle spielen. — Am weitesten von dem Verhalten der Erdpflanzen weichen Formen wie Till. bulbosa ab, welche nicht, wie die anderen Arten, negativ geotropisch ist, sondern in beliebiger Richtung auf den Zweigen wachsen. Bei ihnen münden die Wasser bergenden Hohlräume nur mit einer engen Mündung nach aussen. Bezüglich der Art, wie sie sich füllen, und des in mehrfacher Hinsicht interessanten anatomischen Baues dieser und anderer Bromeliaceen sei auf Schimpers Abhandlung verwiesen, und hier nur angeführt, dass, wie dieser Forscher festgestellt hat, auch terrestrisch lebende Bromeliaceen existieren (z. B. die Ananas), welche zu einem dichten Trichter zusammenschliessende Blätter besitzen. Die Blattbasen sind auch hier dicht mit Wasser absorbierenden Schuppen besetzt, während dies bei anderen terrestrischen Arten, deren Blätter keinen Trichter bilden, nicht der Fall ist. Die Thatsache, dass es terrestrische

Formen mit Einrichtungen zur Wasseraufnahme durch die Blätter gibt, lässt vermuten, dass die epiphytischen Bromeliaceen von solchen Formen abstammen, nur dass bei ihnen die Anpassungen zur Wasseraufnahme bedeutend mehr entwickelt sind.

C. Wasserspeicherung. Wie Pflanzen, welche an trockenen Standorten wachsen, schützen sich auch viele Epiphyten gegen Austrocknung durch Wasserspeicherung, Wasser tritt wie bei den Sukkulenten als Reservestoff auf. Einige Beispiele, sofern sie besonderes Interesse bieten, seien hier angeführt. Wasser kann gespeichert werden in Blättern, Sprossachsen und Wurzeln, welche dadurch eine mehr oder minder „fleischige“ Beschaffenheit gewinnen, und auch hier kehrt der Fall wieder, dass wir entweder besondere Wasserzellen, die vielfach miteinander zu einem Wassergewebe zusammentreten, antreffen, oder das gewöhnliche Parenchym die Wasserspeicherung übernimmt. Dem Plane dieser Schrift entsprechend, soll auf die anatomischen Einzelnheiten hier nicht näher eingegangen werden. Fleischige Blätter sind sehr verbreitet. Sie kommen vor auch bei epiphytischen Farnen, z. B. Niphobolus-Arten, Gymnogramme caudiformis u. a. Vergleicht man die fleischigen Blätter dieser Farne mit den dünnen, aus einer Zellschicht gebildeten Blättern der Hymenophylleen, welche durch trockne Luft rasch getötet werden, so leuchtet die Bedeutung des innerhalb einer Gruppe sich findenden Unterschiedes in der Beschaffenheit des Blattes sofort ein. Unter den Monokotylen haben namentlich manche Orchideen dickfleischige Blätter, als ein extremer Fall sei Dendrobium cucumerinum genannt*), dessen Blätter die Form junger Gurken haben, während bei anderen Dendrobium-Arten der Stamm als Wasserspeicher dient.

Bei den Dikotylen sind Epiphyten mit sukkulenten Blättern ebenfalls häufig. Ich nenne nur Aeschynanthus, dessen Samenverbreitung und Keimung oben geschildert wurde, Peperomia, Dischidia — Fälle, welche verschiedenen Familien entnommen sind.

In denselben Familien, welche fleischige Blätter besitzen, finden sich dann teilweise andere Formen, welche Wasser in Stammorganen speichern. Zunächst seien einige Farne hier genannt. Polyp. quercifolium, Heracleum u. a. besitzen dicke, fleischige Stämme, deren Wasserreichtum man schon daran erkennt, dass sie beim Trocknen ungemein zusammenschrumpfen. Ein besonderes Wassergewebe ist

*) Siehe die Abbildung in Lemaire, Le jardinier fleuriste. IV. Tabl. 358.

hier nicht vorhanden. Gegen Wasserverlust durch Transpiration sind diese Stämme durch einen Pelz rötlicher Spreuhaare geschützt.

Eigentümliche Wasserspeicherungsverhältnisse zeigt ein andrer Farn, Nephrolepis tuberosa. Es ist dies keine ausschliesslich epiphytische Art, sondern eine derjenigen, welche man sehr häufig auch terrestrisch antrifft, sie wächst auf lehmigem Boden an Wegrändern, häufig z. B. an dem Wege zu dem vielbesuchten erloschenen Vulkan Tangkoban Prahoe im Preanger in Java. Dieser Farn hat etwa taubeneigrosse Knollen, welche an der Spitze von in den Boden eindringenden Ausläufern sitzen*) (nur in zwei Fällen von zahlreichen untersuchten sah ich die Knolle in einen Ausläufer sich fortsetzen). Sie sind bedeckt mit Spreuschuppen, welche dieselbe Bedeutung haben, wie diejenigen von Polyp. Heracleum u. a. Diese Knollen sind der Hauptsache nach Reservestoffbehälter für Wasser, nur in den äussersten Zelllagen sind noch einige kleine Stärkekörnchen in den Zellen. Den Wassergehalt bestimmte ich (in der Regenzeit) zu 96,3 Proz. des Gewichts. Nephrolepispflanzen mit Knollen, welche man aus der Erde herausnimmt, halten sich auffallend lange frisch, sogar die jungen Teile blieben an Exemplaren, welche in Buitenzorg mehrere Tage offen hingelegt wurden, frisch, während die Knollen verschrumpften. Dasselbe Resultat erhielt ich an mehreren Pflanzen, welche in Töpfe mit Erde eingesetzt wurden. Die Wurzeln dieser Pflanzen waren dem Anscheine nach grösstenteils vertrocknet, die Erde in den Töpfen wurde entweder gar nicht, oder nur an der Oberfläche leicht angefeuchtet. An eine Wasseraufnahme war somit kaum zu denken. Trotzdem blieben die Pflanzen frisch, die Knollen aber zeigten sich beim Herausnehmen grösstenteils verschrumpft, das in ihnen aufgespeicherte Wasser war also von der Pflanze zur Deckung ihres Bedarfes benutzt worden, gegen ausgiebige Verdunstung waren in diesem Falle die Knollen durch ihre Lage in der Erde geschützt. Ein Kontrolexemplar setzte ich mit Ballen, also mit frischen, unverletzten Wurzeln ein, welche Wasser aufnehmen konnten. Hier blieben die Knollen frisch, da das Wasser von den Wurzeln zugeführt werden

---

*) Andere Ausläufer dienen der vegetativen Vermehrung. Pflanzen, welche aus javanischen Sporen hier von mir erzogen wurden, haben bis jetzt zwar zahlreiche Ausläufer gebildet, aber nur an einem Exemplare waren Knollen vorhanden, was vielleicht darauf hindeutet, dass andauernd feucht kultivierte Pflanzen keine (oder doch weniger) Knollen bilden. An der Sprossnatur der teilweise als „Wurzeln“ bezeichneten Ausläufer kann kein Zweifel sein.

konnte; die Knollen werden also der Hauptsache nach als Wasserspeicher zu betrachten sein, und stellen eine eigentümliche Form derselben dar, womit die Fähigkeit des Farn, auch an trockenen Standorten zu wachsen, zusammenhängt.

In mehrfacher Hinsicht interessant sind zwei Farne, bei denen das Wassergewebe in das Centrum des Stammes aufgenommen ist und bei fortschreitendem Wachstum desselben verschwindet, so dass Höhlungen entstehen, welche dann von Ameisen bewohnt werden. Es sind dies zwei Polypodium-Arten, Polyp. patelliferum und Polyp. sinuosum*), von denen die letztere hier kurz geschildert sei. Es besitzt dieser Farn, von welchem Fig. 89 ein stark verkleinertes Fragment darstellt, einen kriechenden, dem Baumstamme dicht angedrückten Stamm, der auf seiner Oberseite zwei Reihen von Blättern trägt. Diese stehen auf zitzenförmigen Vorsprüngen, von denen sie sich später abgliedern. Schildförmige Schuppen bedecken den Stamm, denselben so vor starker Transpiration schützend. Ältere Stammteile sind ausgehöhlt, sie besitzen eine Centralhöhle und Kammern, welche in die zitzenförmigen Stammfortsätze bis nahe an deren Spitze hinaufreichen, unterhalb derselben eine Strecke weit nach hinten im Stamme verlaufen, und mit der Centralhöhle durch eine etwas unterhalb der Blattbasis gelegene Öffnung in Verbindung stehen**) (vgl. Fig. 89). Nach hinten ist die Centralhöhle geöffnet, sie, nebst den Seitenkammern, ist bewohnt von zahlreichen kleinen, roten, bissigen Ameisen, welche sich auch kleine Öffnungen nach aussen machen. Ursprünglich aber sind alle diese Höhlungen erfüllt von einem grosszelligen, gegen das übrige Stammgewebe abgegrenzten Wassergewebe, auf dessen Vorhandensein es zurückzuführen ist, dass abgelöste, im Zimmer aufbewahrte Pflanzen mehrere Tage lang frisch blieben. Die Höhlungen entstehen, indem in den älteren Stammteilen das Wassergewebe vertrocknet, teilweise wird es auch von den Ameisen entfernt. Eine gegenseitige Anpassung von Pflanze und Ameisen, wie Beccari sie angenommen hat (welcher das Wassergewebe nicht kannte), findet

---

*) Ähnlich dürfte sich Polypodium bifrons H. verhalten, über welches Hooker (Species filicum. Vol. V, pag. 79) folgende Notiz des Sammlers Jameson anführt: „Hab. Ecuador on a tree by the river-side, near Archidona (124 m. N.E. of Quito); the plants were partially immersed in water, and to the root or caudex were attached hollow succulent tubers, in which the ants had taken refuge.“ (Offenbar wurde der Farn zur Zeit einer Überschwemmung gesammelt.)

**) Genauere Angaben habe ich a. a. O. pag. 17 gegeben.

hier nicht statt, wenigstens ist derzeit nicht im mindesten nachgewiesen, dass die Ameisen der Pflanze, in der sie eine geschützte Wohnstätte finden, irgend etwas nützen. Die Möglichkeit einer solchen Beziehung soll nicht in Abrede gestellt werden. Aber aus dem blossen



Fig. 89. Polypodium sinuosum. Stück einer Pflanze auf etwa $^2/_3$ verkleinert, hinten angeschnitten, um die Höhlung zu zeigen.

Vorhandensein von Ameisen in einer Pflanze kann noch nicht geschlossen werden, dass sie derselben nützen. Das hat auch Thomas Belt, welcher auf den Ameisenschutz mancher Pflanzen im tropischen Amerika zuerst aufmerksam machte, nicht gethan, sondern nachgewiesen, dass die in Cecropia und Akaziadornen vorkommenden Ameisen die von ihnen bewohnten Pflanzen gegen Blattschneiderameisen schützen.*)

---

*) Th. Belt, The naturalist in Nicaragua. II. ed. pag. 218 ff.

An demselben Standorte, an welchem ich den eben beschriebenen Ameisenfarn sammelte, lernte ich unter Führung der scharfsichtigen eingeborenen Sammler des Buitenzorger Gartens auch die merkwürdigsten Epiphyten des malayischen Archipels, Myrmecodia und Hydnophytum, kennen. Ich schliesse dieselben um so mehr hier an, als meiner Ansicht nach hier ganz ähnliche Verhältnisse obwalten, wie bei Polypodium sinuosum. Wie auffallend diese Pflanzen sind, geht schon aus der Schilderung, welche Rumpf im Herbarium amboinense (VI, pag. 119) gibt, hervor. „Es gibt eine Pflanze, die mit Angraecum einige Ähnlichkeit hat, aber ein besonderes Geschlecht bildet und nirgends anders, als auf Bäumen wächst. Sie ist ein merkwürdiges Naturspiel, da sie ohne Vater und Mutter entsteht, wie die Viscum-Arten, ja auf noch wunderbarere Weise. Denn von den Mistel-Arten nimmt man an, dass sie entstehen aus Vogelexkrementen, in denen, wie man annimmt, verschlungene und wieder abgegebene Samen verborgen sind. Diese Pflanzen aber entwickeln sich aus Ameisennestern, in denen vorher kein Samen verborgen sein konnte, und doch bildet jedes Ameisennest eine besondere Pflanze. Man kann deshalb dies Gewächs für einen Zoophyten unter den Pflanzen halten, da es, obwohl grün (d. h. lebend), lebendige Einwohner besitzt. Es gibt zwei Arten, je nach den Ameisen, welche die Nester machen, schwarze und rote.“ Namentlich letztere sind, wie Rumpf anführt, „zeer brandig“, wovon man sich beim Herunterholen der Pflanzen leicht überzeugen kann, da die Ameisen den nackten Körperteilen der Javaner eine Menge Bisse beibringen, was Rumpf zu dem Rate veranlasst, die Ameisennester nicht in die Hand zu nehmen, sondern sie nach einem Bache zu schleppen und darin eine zeitlang unterzutauchen. Aus „Nestern“, die längere Zeit schon „abgefallen“ sind, findet man die Ameisen meist verschwunden. Die Entstehung der Nester stellt sich Rumpf in der Weise vor, dass die Ameisen durch ihren scharfen Saft („scherpigheid-acrimonia“) einen Reiz auf die Baumrinde ausüben und die infolge des Reizes entstandene Wucherung („de groejende natuur“) in ihr Nest bringen, welches zuerst aus Erde und mürbem Holze besteht. „Nichtsdestoweniger ist es wunderbar, dass dies Nest eine eigenartige Pflanze hervorbringt, welche mit dem Baume (auf dem sie wächst) nichts gemeinsam hat, und nirgends als auf diesen Nestern gefunden wird.“ Daraus geht hervor, dass Rumpf junge Pflanzen der beiden Rubiaceen, um welche es sich hier handelt, nicht beobachtet hat. Seine Anschauung, dass

das „Nest“ infolge eines von den Ameisen ausgeübten Reizes entstehe ist, in andrer Form, 200 Jahre nach Rumphius von Beccari wieder aufgenommen und erst durch Treub widerlegt worden, worauf im Verlaufe der Darstellung zurückzukommen sein wird.

Die Pflanzen, um welche es sich hier handelt, gehören zu einer Gruppe epiphytischer Rubiaceen, von welcher durch Beccari's Forschungen zahlreiche Arten bekannt geworden sind, deren Heimat der malayische Archipel, Neu-Guinea und das südliche Australien ist. Die grösste Formenzahl scheint in Neu-Guinea und den angrenzenden Inseln vorzukommen. Sie sind dadurch ausgezeichnet, dass sie eigentümlich gebaute, von Ameisen bewohnte Knollen besitzen (vgl. Taf. VIII Fig. 1 u. Taf. IX Fig. 1), auf denen das beblätterte Stämmchen sich erhebt. Wie die Keimung zeigt, entstehen die fleischigen Knollen durch Anschwellung des hypokotylen Gliedes der Keimpflanzen (vgl. Taf. VIII Fig. 3), und diese Knollen erreichen bei manchen Arten recht bedeutende Grösse, die bedeutendste, soweit bis jetzt bekannt ist, bei Hydnophytum tortuosum, deren kugelige Knolle nach Beccari*) einen Durchmesser von bis zu 60 Centimeter besitzt, während die Knollen der Myrmecodia, auf welche sich die folgende Schilderung bezieht, eine Länge von etwa 30 Centimeter und eine Dicke von etwa 20 Centimeter erreichen. Eine Hydnophytum-Art, das Hydnophytum normale Beccaris, scheint, obwohl ebenfalls epiphytisch lebend, keine Knolle zu besitzen, es wäre um so mehr erwünscht, von dieser Pflanze und ihrer Lebensweise näheres kennen zu lernen, als andere Hydnophytum-Arten kleine Knollen besitzen, und so in dieser Gattung, wenn man die verschiedenen Arten vergleicht, sich vielleicht von Hydn. normale ausgehend, eine allmähliche Steigerung in Grösse und Ausbildung der Knollen wird nachweisen lassen, wobei natürlich zu beachten ist, dass die Grösse der Knollen bei jeder einzelnen Art individuell nach Alter und Standort schwankt. Was den Standort betrifft, so sei erwähnt, dass aus demselben schon hervorgeht, dass diese Pflanzen Trockenheit längere Zeit ohne Schaden zu ertragen vermögen. Denn sie wachsen vielfach auf der Sonne ausgesetzten Zweigen, auch auf dünnbelaubten Bäumen, wie Durio. Auf den Zweigen sind die Knollen durch die Wurzeln befestigt.

Bei Untersuchung der Knollen fällt auf, dass dieselben trotz ihrer fleischigen Beschaffenheit verhältnismässig sehr leicht sind.

*) Vgl. Beccari, Malesia. Vol. II, wo die Myrmekodien, Hydnophyten und andere „myrmekophile“ Pflanzen eingehend besprochen sind.

Dies rührt daher, dass sie keine homogene Masse bilden, eine angeschnittene Knolle (Fig. 2 Taf. IX) zeigt vielmehr ein System von Kammern und Gängen, welche miteinander und auch mit der Aussenwelt in Verbindung stehen, mit letzterer zumeist durch eine breite Öffnung an der Basis der Knolle, ausserdem finden sich auch an den Seiten der Knollen zahlreiche feine Öffnungen, durch welche die Ameisen, welche die Höhlungen des Innern bewohnen, ins Freie gelangen können. Wasser kann durch diese engen Löcher in die Höhlungen der Knolle nicht, oder doch nicht in nennenswerter Menge gelangen. Anders ist es bei dem interessanten, aber noch nicht hinreichend bekannten Hydnophytum Guppyanum, welches von Guppy auf einer der Salomonsinseln als Epiphyt auf Mangroven gefunden wurde. Hier befinden sich auf der Oberseite der Knolle zwei Reihen Öffnungen, von denen einzelne so gross sind, dass man den Finger hineinstecken kann. Der Sammler der Pflanze gibt an: „three large specimens which I examined, were full of dirty rain-water, contained but few ants, and all of them a few individuals of a large species of cockroach", ob dieses Verhältnis eine biologische Bedeutung hat, kann nur durch Untersuchung der lebenden Pflanze entschieden werden, denkbar wäre es ja, dass, wie Beccari vermutet, von der Innenfläche der Höhlungen aus dem Wasser, welches in die Höhlungen eingedrungen ist, irgendwelche Stoffe aufgenommen werden.*) Indes ist darüber zunächst ebensowenig Sicheres auszusagen, wie über die Bedeutung einer Angabe von Forbes**), welcher nach einer Schilderung von javanischer Myrmecodia und Hydnophytum sagt: „at a later period in Amboina, where the Myrmecodia and the Hydnophytum were very abundant I found many specimens containing a large central and quite isolated chamber full of water — not rain-water — round which radiated the galleries tenanted by ants and their larvae of the same species as in Java". Nun ist ja Wasserausscheidung in innere Hohlräume des Pflanzenkörpers nichts ganz Ungewöhnliches. Sie findet sich, abgesehen von den mit Wasser erfüllten centralen Intercellularräumen mancher Wasserpflanzen, z. B. zuweilen in den hohlen Internodien der Fruchtsprosse von Equisetum arvense und denjenigen der Bambuseen; auffallend an der Angabe von Forbes

*) Sollten die von Beccari als „radicelli" bezeichneten Hervorragungen wirklich Wurzeln sein, wofür zunächst gar kein Beweis vorliegt, so läge hier ein ähnlicher Fall vor, wie bei den Urnen von Dischidia Rafflesiana.

**) Forbes, A naturalists wanderings in the eastern Archipelago pag. 79 ff.

aber ist das Vorkommen einer centralen, mit den seitlichen nicht in Verbindung stehenden Höhlung.

Die beiden auf Taf. VIII u. IX dargestellten Ameisenpflanzen unterscheiden sich auf den ersten Blick durch die Beschaffenheit ihrer Knollen. Die von Hydnophytum formicarum montanum (Bl.) Becc. (Taf. IX Fig. 1) besitzen grosse, glatte, annähernd kugelige Knollen, die von Myrmecodia tuberosa Becc.*) sind mehr in die Länge gestreckt und tragen auf ihrer Oberfläche Leisten und Höcker, welche mit Dornen besetzt sind. Diese letzteren sind auch in morphologischer Hinsicht von Interesse, da sie umgewandelte Wurzeln darstellen, ein Fall, der bei den Monokotylen öfters vorkommend, bei den Dikotylen bis jetzt isoliert steht.

Verfolgen wir nach Treubs Untersuchungen,**) deren Objekte ich zum grössten Teil aus eigener Anschauung kennen zu lernen Gelegenheit hatte, die Entwickelung von Myrmecodia vom Samen an, so ist zunächst hervorzuheben, dass die Frucht von Myrmecodia in einem schleimigen, klebrigen Fruchtfleisch eine Anzahl Steinkerne (bei der vorliegenden Art vier bis sechs) einschliesst. Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass bei der Verbreitung der Samen (resp. der Steinkerne der Frucht) das klebrige Fruchtfleisch eine ähnliche Rolle spielt, wie sie oben bei demjenigen von Rhipsalis Cassytha nachgewiesen wurde. Von einem Baume zum andern können die Samen nur durch Tiere, vor allem durch Vögel gelangen, welche wohl die Samen ähnlich wie diejenigen der Mistel verbreiten, d. h. das Fruchtfleisch fressen und die mit klebriger Substanz überzogenen Kerne mit dem Schnabel an Zweigen abputzen, möglicherweise auch mit den Exkrementen abgeben. Auch Ameisen können die Samen verschleppen, und auf einem und demselben Baume können von einer Pflanze durch Regengüsse, welche ja in den Tropen eine ganz andre Gewalt haben als in Europa, Samen herabgeschwemmt werden und in Rindenrissen festhaften, wie Treub dies auf einem Duriobaume beobachtet hat.

Bei der Keimpflanze verdickt sich frühe schon der untere Teil des hypokotylen Gliedes zu einem fleischigen Knöllchen, dessen anfangs grüne Oberfläche durch den Beginn der Korkbildung bald eine bräunliche Farbe annimmt. Sehr bald zeigt sich auch auf der Unterseite des

*) Siehe über die Bezeichnung dieser Pflanze Treub, Nouvelles recherches sur le Myrmecodia de Java. Annales VII, p. 191.

**) Treub, Sur le Myrmecodia echinata Gaud. Ann. III, p. 129.

Knöllchens eine kreisförmige Öffnung (Taf. VIII Fig. 2): der Eingang zu einer centralen Höhlung, der ersten, welche in dem ursprünglich soliden Knollengewebe auftritt. Die Entstehung dieser Höhlung wird dadurch eingeleitet, dass in dem saftigen parenchymatischen Gewebe eine im Querschnitte ringförmige Zone von korkbildendem Teilungsgewebe, ein Korkkambium, auftritt. Ein Längsschnitt zeigt, dass dieses Korkkambium in Wirklichkeit annähernd cylindrisch ist, und oben, nahe der Stelle, wo die Knolle in das Stämmchen übergeht, kuppelförmig endigt, unten setzt es sich an die dünne, das Knöllchen umgebende Korklage an. Die von dem Korkkambium umschlossene innere Gewebepartie beginnt zu verschrumpfen und abzusterben, dadurch wird die Bildung einer innern Höhlung eingeleitet. Diese ist nach unten zunächst noch durch die äussere Korklage des Knöllchens verschlossen, aber die dünne Korkhaut zerreisst bald, und so mündet die centrale Höhle nach aussen. Der ganze Vorgang findet statt, ohne dass dabei die Ameisen, denen Beccari eine wichtige Rolle dabei zuschreibt (sie sollen nach ihm die Bildung der ersten Höhlung befördern, indem sie die Epidermis durchbohren und durch einen von ihnen ausgeübten Reiz das hypokotyle Glied zur Knollenbildung veranlassen) in betracht kämen. Sie können wohl zur Entfernung des abgestorbenen flockigen Gewebes der Höhlung beitragen, stehen aber zur Bildung der Knolle in keinerlei ursächlicher Beziehung. Die Höhlung ist nach dem oben Angeführten innen mit Kork ausgekleidet, von dem sich in vielen (nicht allen) Galerieen heller gefärbte Höcker abheben, welche Treub als Lenticellen auffasst, während ich gestehen muss, dass mir die Natur derselben noch nicht endgiltig aufgeklärt erscheint.

Zur Zeit, wo die erste centrale Höhlung sich bildet, ist die Knolle noch klein, etwa haselnussgross, später aber erreicht sie die bedeutenden, oben erwähnten Dimensionen. Dies geschieht durch einen eigentümlichen, beispiellos dastehenden Vorgang, dadurch nämlich, dass das Korkkambium nicht nur Kork, sondern auf der andern Seite auch Parenchymzellen bildet, und dies in grosser Menge, während sonst, wenn aus dem Korkkambium auf der Rinde dikotyler Bäume Rindengewebe hervorgeht, dies in nur unbeträchtlichem Masse geschieht. Bei Myrmecodia aber baut das so entstandene Gewebe die umfangreiche Knolle fast vollständig auf, und in ihm entstehen neue Höhlungen, ähnlich wie die erstgebildete, und so, dass alle diese Höhlungen („Galerieen“) miteinander in Verbindung stehen.

Suchen wir uns nun über die biologische Bedeutung der Knollenbildung Rechenschaft zu geben, so ist soviel klar, dass die Knollen Wasserspeicher darstellen, wie sie ja auch bei anderen Epiphyten vorkommen, auch in den Blättern von Myrmecodia und Hydnophytum findet sich übrigens Wassergewebe, und man kann sich leicht davon überzeugen, dass abgelöste Exemplare noch tagelang frisch bleiben, wobei der Transpirationsverlust der Hauptsache nach wohl durch das in den Knollen enthaltene Wasser gedeckt wird. Diese Knollen nun scheinen mir ursprünglich aus einer Anschwellung des Rindengewebes des hypokotylen Gliedes hervorgegangen zu sein, später aber haben in Verbindung mit der „Galerieenbildung“ tiefgreifende Änderungen stattgefunden. Was haben nun die Galerieen zu bedeuten? Die Ameisen, welche regelmässig in ihnen gefunden werden, stehen, wie erwähnt, zu ihrer Bildung in keiner kausalen Beziehung. Aus Myrmecodien, welche in den Buitenzorger Garten gebracht wurden, waren die Ameisen bald verschwunden, oder durch die gewöhnliche schwarze Ameise ersetzt. Trotzdem wuchsen die Pflanzen weiter, verdickten ihre Knollen etc. Möglich ist es ja, dass die streitbaren tausende von Ameisen, welche eine Myrmecodiaknolle bewohnen, derselben als Schutz gegen Feinde von Nutzen sind, oder früher waren. Aber wir kennen derartige Feinde bis jetzt nicht, und werden uns zunächst damit begnügen müssen zu sagen, dass die Ameisen die Galerieen als Wohnung benützen, ebenso wie die hohlen Teile der Stämme des Polypodium sinuosum, ohne dass ein Nutzen dieser „Symbiose“ für die Pflanze nachgewiesen wäre. Einen ganz ähnlichen Fall haben wir ja oben für die auriculae der Lebermoose kennen gelernt, welche ebenfalls kleinen Tieren als Schlupfwinkel dienen. Ameisen finden sich in den Tropen eben überall, zwischen den Mantelblättern von Platycerium, unter den zurückgeschlagenen Nebenblättern der Fragraea-Arten und in den Wurzelnestern der epiphytischen Orchideen. Bei der Schilderung der reichen Orchideenflora an den Ufern des Aruka in Brittisch Guyana sagt z. B. Schomburgk: „Nur ein Übel störte mein Entzücken — nämlich zahllose Ameisen, die sich besonders die Wurzeln des Epidendrum und des Coryanthes zur Wohnung auserlesen; die leiseste Berührung der Äste führte tausende in unser Kanoe, so dass wir oft die schönsten Exemplare der Blumen zurücklassen mussten, um uns vor den schmerzhaften Bissen der aufgescheuchten Insekten zu retten.“ Appun*) behauptet sogar, dass

*) Unter den Tropen. I, pag. 161.

wenn die Ameisen gewaltsam entfernt werden, die Pflanzen bald eingehen, während sie, wenn die Ameisen in dem Wurzelgeflecht bleiben, gut gedeihen. Derartige Angaben sind natürlich mit äusserster Vorsicht aufzunehmen, nur auf Grund experimenteller Untersuchung kann erkannt werden, ob die Ameisen ihrem Wirte nützen oder nicht. Für Polypodium sinuosum und die „myrmekophilen" Rubiaceen möchte ich eine Symbiose also ebensowenig annehmen, als in dem Verhältnis zwischen der Tiliacee Bodelschwingia macrophylla*) und dem Laubfrosch Hyla venulosa. Die erstere ist ein hoher Baum mit grossen Blättern, der, wenn er eine gewisse Stärke erreicht hat, hohl wird. Die Höhlung ist mit Wasser gefüllt (jedenfalls wohl Regenwasser) und dient dem genannten Frosche zur Wohnung. Auch die Kaulquappen desselben scheinen sich in der Baumhöhlung zu entwickeln. „Sowie die Bodelschwingia verschwindet, verschwindet auch der Frosch", eine Angabe, die vielleicht insofern auf Beobachtung gegründet ist, als die genannte Hyla nachts ihre Gegenwart durch heftiges, dem der Kuh ähnliches Brüllen verrät, und deshalb, wo sie vorhanden ist, auch nicht so leicht wird übersehen oder vielmehr überhört werden können.

Kehren wir von dieser „hylaphilen" Pflanze zu Myrmecodia zurück, so fragt es sich, ob die Höhlungen, ganz abgesehen von den Ameisen, für die Pflanze von biologischer Bedeutung sind. Treub hat neuerdings (a. a. O., pag. 206) diese Frage dahin beantwortet: „C'est grâce aux galeries et à leur lenticelles que la partie caulinaire de la plante est en communication directe avec l'air, sans que cette communication amène une perte quelque peu considérable de vapeur d'eau." So vieles auch diese Anschauung für sich haben mag, so ist mir doch zunächst nicht klar, wozu das Innere der Knolle so ausgedehnte Einrichtungen für den Gasaustausch besitzen soll. Die Beispiele von Banksia, Nerium u. a., bei welchen ebenfalls (und zwar hier an der Oberfläche) Gruben vorkommen, die, mit enger Mündung nach aussen sich öffnend, die Abgabe von Wasserdampf verlangsamen, beziehen sich auf chlorophyllhaltige Pflanzenteile, bei denen der Gasaustausch mit der Atmosphäre eine andre Bedeutung hat, als bei den bei der Assimilation doch höchstens an der Aussenseite, und auch hier jedenfalls nur in sehr unbedeutendem Grade beteiligten Knollen von Myrmecodia, bei denen auch die Notwendigkeit eines reichlichen Sauerstoffzutritts nach den bis jetzt vorliegenden That-

*) Schomburgk, a. a. O. II, 419.

sachen nicht einzusehen ist. Mir scheint also, dass wir über einen etwaigen biologischen Nutzen der Höhlungen bis jetzt nichts Sicheres sagen können, und ich beschränke mich darauf, die Thatsache dahin auszudrücken, dass das Wassergewebe der Myrmecodiaknollen nur kurze Zeit in Thätigkeit ist, dann zu Grunde geht, und dass dieser, mit eigentümlichen Wachstumsvorgängen verknüpfte Prozess zur Bildung der Hohlräume führt, welche zwar ganz anders entstehen als die Höhlungen hohler cylindrischer Sprosse, z. B. von Sambucus, aber mit diesen gemeinsam haben, dass sie ursprünglich von einem relativ kurze Zeit funktionierenden wasserreichen Gewebe ausgefüllt waren. Fernere Forschungen werden hoffentlich weitere Aufschlüsse über diese Pflanzen bringen, welche Forbes nicht mit Unrecht „that most singular of the vegetable productions of the Indian Archipelago“ nennt.

Die gemeinsame Besprechung einiger, im System weit auseinanderstehender Pflanzen, welche aber darin übereinstimmen, dass in den durch das Verschwinden von Wassergewebe entstandenen Hohlräumen Ameisen sich einnisten, hat uns von der systematischen Reihenfolge epiphytischer, mit Sprosswasserbehältern ausgestatteter Pflanzen abgebracht. Deshalb sei hier nur kurz noch darauf hingewiesen, dass namentlich die epiphytischen Orchideen mit aus angeschwollenen Sprossachsen hervorgegangenen Knollen in reichstem Masse ausgestattet sind, welche teilweise recht bedeutende Grösse erreichen. Sind diese Knollen auch nicht ausschliesslich Wasserbehälter, sondern auch Speicher für andere Baustoffe, so spielt die Wasserspeicherung dabei gewiss doch eine grosse Rolle. Andere Fälle von Dikotylen mögen unberücksichtigt bleiben. Erwähnt sei nur eine kleine Utricularia, die ich zwischen Moosen auf Baumstämmen kriechend auf dem indischen Festlande, in Ceylon und auf der Insel Penang fand, die anderwärts näher zu schildernde Utricularia orbiculata. Ich führe dieselbe deshalb hier an, weil man bei ihr zuweilen, aber nicht immer, Organe antrifft, welche wohl als Wasserbehälter zu deuten sind; an einzelnen Sprossachsen verkümmern die Blätter und die Internodien schwellen tonnenförmig an.

Endlich werden in einigen Fällen auch die Wurzeln von Epiphyten als Speicher benützt, so sind die Wurzeln von Pentapterygium serpens (einer Vacciniee) zu grossen fleischigen Massen angeschwollen, und bei Pachycentria, einer Melastomacee, ist das Rindengewebe der Wurzeln vielfach fleischig angeschwollen.*) Hierher gehört wohl

*) Abbildungen bei Beccari, Malesia. II, 56 u. 57.

auch eine im Buitenzorger Garten kultivierte unbestimmte Melastomacee (No. 639), bei welcher die Anschwellungen von der Wurzelrinde gebildet waren, in älteren Teilen zeigten sich in diesen Anschwellungen Höhlungen, was mit Beziehung auf die oben angegebenen Thatsachen hier angeführt sein mag.

§ 3. Einrichtungen zum Humussammeln.

Bei einigen Epiphyten, speziell Farnen und Orchideen, fällt die beträchtliche Grösse auf, welche sie erreichen, obwohl ihnen doch auf den Baumästen zunächst nur äusserst wenig Nahrungsstoffe zur Verfügung stehen. Polypodium Nidus z. B. fand ich in Java zuweilen auf Lianen, also ziemlich dünnen Strängen, angesiedelt, und trotzdem mit einer Krone mächtiger, bei manchen Exemplaren bis 3 Meter langer Blätter versehen. Derartige Pflanzen sind mit oft recht eigenartigen Vorrichtungen ausgerüstet, welche ihnen gestatten, sich auf den Bäumen, auf welchen sie wachsen, selbst einen Boden zu schaffen. Sie thun dies, indem sie abgestorbene, vom Wind verwehte Blätter, Zweigfragmente, vom Regen mitgeschwemmten Detritus sammeln, oder auch durch eigenes Wachstum auf der Zweigoberfläche allmählich Humuslagen bilden, die sich beim Regen mit Wasser tränken, und in denen sich die Wurzeln ausbreiten. Eine der einfachsten Einrichtungen dieser Art besitzt Asplenium Nidus, der „Vogelnest-Farn“. In der That ist der Name ganz passend gewählt. Die Blätter bilden, in grosser Zahl ringsum den kurzen Stamm stehend, eine Art grosses Nest. Und in diesem Nest sammeln sich Blätter etc., welche vermodern und von den aus dem Stamme entspringenden Wurzeln durchwachsen werden. Dies ist in Fig. 90 deutlich sichtbar, die Stammknospe ist von den hineingefallenen Blättern ganz verdeckt. Ausser den Blättern und Zweigstücken wird natürlich durch den Wind auch Staub, welcher verwertbare Stoffe enthält, in das Nest hineingeweht. Die Blätter haben nach einer von Dixon*) mitgeteilten Analyse einen auffallend hohen Aschengehalt (über 12 Proz.) und in dem „Humus“ beinahe 62 Proz. „Sand“, welcher in das Nest hineingeweht resp. hineingeschwemmt worden sein muss.

Eine Anzahl anderer Farne sammeln Humus in andrer als der eben beschriebenen Weise, nämlich nicht dadurch, dass die Blätter

---

*) On the inorganic constituents of some epiphytic ferns. Royal Society of N. S. W. 1881.

zusammen ein Nest resp. einen Trichter bilden, sondern dadurch, dass entweder jedes einzelne Blatt, das mit breiter Basis dem Farnstamme aufsitzt, mit dem Baumstamme eine Nische bildet, oder dadurch, dass eine Anzahl dichtgedrängter Blätter die Aussenwand



Fig. 90. Asplenium Nidus, auf einem Aste sitzend, sehr verkleinert, nach einer Photographie aus Buitenzorg.

einer grossen Nische bilden, deren Innenwand der Baumstamm darstellt. Ich habe derartige Blätter als „Nischenblätter" bezeichnet, und als Nischenblätter können entweder gewöhnliche Laubblätter dienen, oder es findet eine Arbeitsteilung statt, wobei die Nischenblätter ausschliesslich als solche dienen und den Laubblattcharakter verlieren, während die Laubblätter in Form und Funktion von ihnen

verschieden sind und auch die Fortpflanzungsorgane hervorbringen. Es handelt sich hier um Farne mit kriechendem Stamme, der bei den meisten derselben mit einem Pelz von Spreuschuppen besetzt ist, welche das weiche, zugleich als Wasserbehälter dienende Gewebe des Stammes vor zu starkem Wasserverlust schützen. Die Blätter stehen bei den unten zu nennenden Polypodium-Arten in zwei der Oberseite des Farnstammes sehr genäherten Reihen. Als Beispiel diene eine in den Bergwäldern Javas häufige Form, welche zu den schönsten und stattlichsten aller Farne gehört, Polypodium Heracleum. Die Blätter dieses Farn erreichen eine Länge von $2^1/_2$ Meter, sie haben eine breite, herzförmige Basis (vgl. Fig. 91) und eine feste Mittelrippe, der sich ein Gitterwerk ebenfalls fest gebauter Seitenrippen ansetzt. Vermöge seiner Form ist jedes solche Blatt im stande, Humus anzusammeln. Aber häufiger ist es, dass die Blätter, einander teilweise deckend, die Aussenwand einer Nische bilden, deren Hinterwand der Baumstamm darstellt, während sie der Farnstamm nach unten abschliesst. In dieser grossen Nische sammeln sich bedeutende Humusmassen, welche bald von den Farnwurzeln durchzogen werden. Selbst nach dem Absterben des Blattes wird durch die starken, der Verwitterung längere Zeit widerstehenden Blattrippen die Humusmasse noch gehalten, und auch wenn die Blätter, wie dies in den hinteren Teilen des Farnstammes nach und nach geschieht, verschwunden sind, bleibt die von Wurzeln durchwachsene Humusmasse noch stehen und ragt weit über den Baumstamm vor.*) Besonders auffallend ist dies dann, wenn, wie ich dies nicht selten beobachtete, das Polypodium den Stamm nicht horizontal, sondern in einer Schraubenlinie umwächst. Dann bildet die in der Nische gesammelte Humusmasse nach der Verwitterung der Blätter eine den Stamm umlaufende Wendeltreppe. Ähnlich wie Polypodium Heracleum verhalten sich noch einige andere Arten, von denen ich Polypodium Meyenianum und Acrostichum drynarioïdes aus eigener Anschauung kenne.

Sehr merkwürdige Pflanzen sind die Polypodium-Arten mit

---

*) Wie alle raschwüchsigen Pflanzen erreicht Polyp. Heracleum bei Topfkultur seine normale Grösse nur bei gehöriger Düngung. An einem von einem botanischen Garten erhaltenen, dort schlecht kultivierten Exemplare sind die Blätter jetzt, nach wiederholter Düngung, 1,6 Meter lang, während sie ursprünglich bei dem nichtgedüngten Exemplare nur ca. 70 Centim. erreichten.

zweierlei Blättern. Es ist nur eine kleine Zahl*) von Arten bekannt, deren verbreitetste Polypodium quercifolium ist, welche hier auch als Beispiel dienen mag. Polyp. quercifolium wächst im tropischen Indien in den niederen Regionen, und überzieht zuweilen

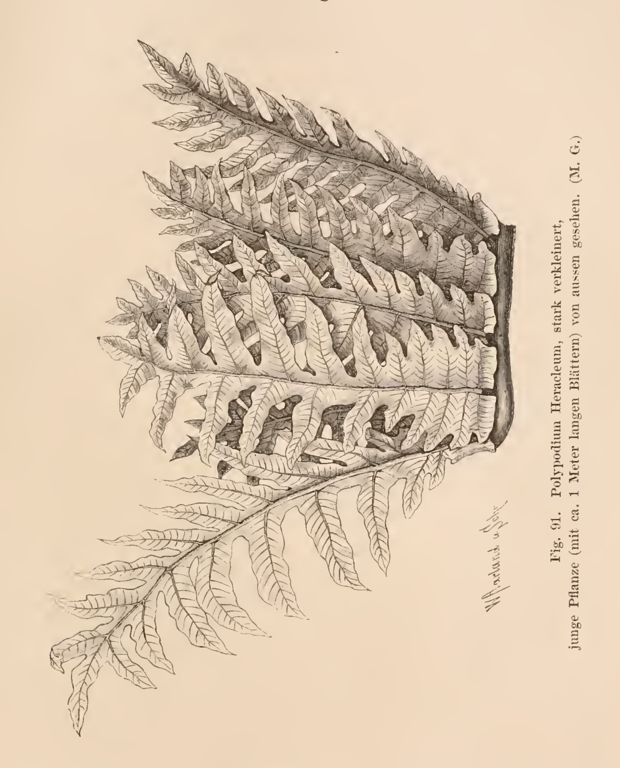


Fig. 91. Polypodium Heracleum, stark verkleinert, junge Pflanze (mit ca. 1 Meter langen Blättern) von aussen gesehen. (M. G.)

die Bäume, auf denen es wächst, so vollständig, dass die Baumoberfläche gar nicht mehr sichtbar ist. Es fällt dann schon von weitem

*) Etwa zehn. Wenn in einem Referat über meine Arbeit (in Englers Jahrb. X, 27) gesagt wird, dass „bekanntlich sehr viele Polypodiaceen zumal der Tropen“ diese doppelte Blattform zeigen, so beweist dies nur, dass der Referent die Dinge, von denen er spricht, nicht kennt.

auf, dass der Farn zweierlei ganz verschiedene Blätter hat: gestielte gefiederte Laubblätter (vgl. Taf. VIII Fig. 1)*), wie sie vielen anderen Polypodium-Arten zukommen, und andere, sehr rasch absterbende, und dann in Form und Färbung einem Eichenblatte gleichende: die Nischenblätter, welche aber viel grösser sind, als die Blätter unsrer beiden Eichen-Arten (resp. Varietäten). Die beiderlei Blattformen hat man früher als „fertile“ und „sterile“ bezeichnet. Unterschiede zwischen fertilen und sterilen Blättern kommen bei vielen Farnen vor, und die beiden Blattformen sind sowohl in ihrer Gestalt, als in der Richtung, welche sie einnehmen, verschieden. An den sporangientragenden Blättern pflegt das chlorophyllführende Gewebe mehr oder weniger vermindert zu sein, zuweilen so sehr, dass diese Blätter einem Gerippe der sterilen verglichen werden können. Ausserdem sind derartige Blätter im Gegensatz gegen die Laubblätter meist aufrecht gestellt, was mit dem verminderten resp. fehlenden Chlorophyllgehalt zweifelsohne zusammenhängt, die Assimilation ist eben, wo eine scharfe Sonderung der beiden Blattformen vorliegt, den sterilen, d. h. den Laubblättern übertragen. In Wirklichkeit aber sind die fertilen Blätter, wie ich an einem Beispiele experimentell gezeigt habe, aus einer Umbildung der sterilen hervorgegangen, eine Umbildung, welche mehr oder weniger weit und auf verschiedene Weise vor sich geht. Bei manchen Farnblättern ist z. B. die Verzweigung (Ausgliederung) am fruchtbaren Blatte eine reichere, schärfere, als am unfruchtbaren, wofür das in botanischen Gärten überall anzutreffende Asplenium dimorphum ein anschauliches Beispiel liefert, bei anderen kommt die abweichende Form des fruchtbaren Blattes im Gegenteil durch eine Unterdrückung der Gliederung des unfruchtbaren zustande, z. B. bei Acrostichum peltatum, wo das unfruchtbare Blatt in zahlreiche feine Zipfel zerteilt ist, während das fruchtbare eine Scheibe darstellt, die nur am Rande noch schwache Einkerbungen zeigt. Danebenher geht die in allen Abstufungen verfolgbare Verminderung des chlorophyllführenden Blattgewebes. Bei den Polypodien mit zweierlei Blattformen liegt aber, wie ich früher nachgewiesen habe, die Sache anders. Hier handelt es sich nicht um eine Verschiedenheit von fruchtbaren und unfruchtbaren Blättern, wie man schon daraus entnehmen kann, dass hier, ganz verschieden

*) Dass der Stamm von Polyp. quercifolium hier von der Erde aufsteigend den Baumstamm umwächst, ist rein zufällig, gewöhnlich steht der Farnstamm mit der Erde nicht in Verbindung.

von dem sonstigen Verhalten, die „sterilen“ Blätter (die Nischenblätter) nur kurze Zeit, so lange sie noch jung resp. eben ausgewachsen sind, eine, von relativ geringem Chlorophyllgehalt herrührende grünliche Färbung zeigen, dann aber ihr Blattgewebe, welches braune Färbung annimmt, bald absterben lassen, während die sogenannten „fertilen“ Blätter dunkelgrün gefärbt sind und viel länger diese Farbe behalten als gleichalte „sterile“. In Wirklichkeit sind fruchtbare und unfruchtbare Blätter hier ganz gleichgestaltet, beide nämlich grüne, gestielte, fiederteilige Laubblätter, neben denen noch eine speziell zum Humussammeln eingerichtete Blattform, die der Nischenblätter, sich findet. Es gibt Formen, welche den oben aufgestellten Satz auch dadurch demonstrieren, dass an den gestielten, gefiederten Laubblättern der Teil, welcher die Sporangien trägt, andersgestaltet ist, als der untere sterile. So bei dem von Beccari in Neu-Guinea gefundenen Polyp. nectariferum Bak., dessen Name recht unglücklich gewählt ist, weil auch Polyp. quercifolium und rigidulum auf ihren Blättern Nektarien besitzen. Bei dieser Art ist in dem obern, sporangientragenden Teile des Blattes das grüne Blattgewebe so gut wie ganz verschwunden, so dass eine Blattform einigermassen ähnlich der „fruchtbarer“ Blätter von Osmunda regalis zustande kommt (vgl. Malesia II, Tav. LXV). Ausserdem zeigt sich bei den mit zweierlei Blattformen ausgestatteten Polypodium-Arten die Verschiedenheit beider auch schon in einem Altersstadium der Pflanze, in welchem dieselbe zur Hervorbringung von Sporangien noch gar nicht befähigt ist.

Nischenblätter und Laubblätter werden von der Pflanze abwechselnd, aber ohne bestimmte Reihenfolge gebildet, die Nischenblätter überwiegen aber an Zahl. Sie sind zum Humussammeln vortrefflich eingerichtet durch die Beschaffenheit ihres untern Teiles, ihre Rippen und ihre nach unten konvexe Wölbung. Wie oben erwähnt, sitzen sie dem Farnstamme ohne Stiel direkt an (vgl. Taf. VII Fig. 2), die Blattfläche springt rechts und links über den Ansatzpunkt des Blattes vor, und diese vorspringenden Teile legen sich dem Farn- oder dem Baumstamme an, so die Nische unten schliessend. Die Rippen aber sind sehr stark, sie springen auf der Unterseite des Nischenblattes vor. Am Rande ist dasselbe nur schwach fiederlappig eingeschnitten. Es ist ferner negativ geotropisch, richtet sich also stets — wie auch der an den Baumstämmen zuweilen auch nach unten wachsende Farnstamm gerichtet sein möge — so auf, dass die Öff-

nung der Nische nach oben sieht, und nur in dieser Lage ist dieselbe ja im stande, Humus zu sammeln. Die festen Rippen des Nischenblattes halten denselben auch noch zusammen, wenn die Blattfläche selbst schon verwittert ist; dass sie überhaupt bald abstirbt, wurde oben schon erwähnt. Die Laubblätter sind hier gar nicht im stande, Humus zu sammeln, und ihre Blattfläche löst sich auch, im Gegensatz zu den Nischenblättern, von der Blattspindel, wenn sie abgestorben ist, ab. In dem Masse, wie der kriechende Stamm des Farn an einem Baumstamme weiter fortwächst, schafft er sich also selbst neuen Boden, der ihm die Möglichkeit weitern Wachstums gewährt, bis endlich, unter günstigen äusseren Bedingungen, der Baum ganz überwuchert ist. Übrigens können, wenn Polyp. quercifolium an einem Baume horizontal oder in gegen den Horizont stark geneigter Richtung wächst, auch mehrere Nischenblätter zusammen eine Gesamtnische bilden, ähnlich wie dies für Polyp. Heracleum oben beschrieben wurde, und Polyp. diversifolium sammelt auf diese Weise sehr bedeutende, weit über den Baum, auf dem es wächst, vorstehende Humusmassen.

Es sind, wie erwähnt, nur wenige Arten, welche diese scharf ausgeprägten Nischenblätter besitzen. Fragen wir uns, wie diese Bildung wohl entstanden sein mag, so stehen uns zur Beantwortung dieser Frage zwei Anhaltspunkte zur Verfügung: der Vergleich mit verwandten Formen und die Keimungsgeschichte. In ersterer Beziehung sei hier hingewiesen auf Polypodium rivale Mett. (Drynaria mollis Bedd.), einen Farn, welchen ich leider nicht aus eigener Anschauung kenne. Hier sind die beiderlei Blattformen, soweit ich aus Beddomes Abbildung (Beddome, The ferns of British India I, t. 216, und Handbook to the F. of B. J., pag. 342) ersehen habe, viel weniger verschieden, als bei Polyp. quercifolium, sowohl was Grösse, als was Form anbelangt, die Laubblätter sind nur kurz gestielt, und die Nischenblätter haben offenbar keine so breite Basis, wie bei Polyp. quercifolium. Leider finde ich nicht angegeben, ob die Nischenblätter sich bezüglich der Lebensdauer ihres grünen Blattgewebes von den Laubblättern unterscheiden oder nicht. Sollte letzteres der Fall sein, so würden sie derjenigen Form nahekommen, welche ich auf Grund der Keimungsgeschichte als die nächste Stammform der jetzigen heterophyllen Polypodium-Arten angenommen habe. Es ist dies eine Form, welche sich dadurch von der jetzt lebenden unterscheidet, dass sie zwar wie diese zweierlei Blattformen besass, Nischenblätter und Laub-

blätter, dass aber die Nischenblätter, ähnlich wie dies jetzt noch bei Polyp. quercifolium, Meyenianum u. a. der Fall ist, noch Laubblattcharakter besassen, den sie dann erst bei weiterem Verlaufe der Entwickelung verloren, und so sich scharf von den Laubblättern sonderten.

Es kommen nämlich derartige Blätter bei der Keimung, die ich bei Polyp. quercifolium verfolgt habe, in der That vor.*) An der Keimpflanze treten zunächst Blätter auf, deren Blattfläche einfach, ungegliedert ist, und sich nach unten hin in einen Stiel verschmälert. Abwechselnd mit diesen bilden sich später ungestielte, mit breiter Basis versehene, also mit den Nischenblättern übereinstimmende Blätter, welche in ihrer Umrissform etwa den Blättern von Polyp. musaefolium entsprechen, einem epiphytischen javanischen Farn mit grossen, ungegliederten Blättern, die ebenfalls ungestielt resp. sehr kurzgestielt sind, aber keine verbreiterte Basis haben, und hauptsächlich durch ihre dichte Stellung im stande sind, Humus zu sammeln; auch die Keimpflanzen von Polyp. Heracleum bringen zunächst ähnliche Blätter hervor. Später treten bei Polyp. quercifolium dann neben typischen Nischenblättern auch solche auf, welche den Charakter von Laub- und Nischenblatt in sich vereinigen, also dauernd grün sind. Suchen wir uns an der Hand dieser hier nur kurz erwähnten Keimungsgeschichte ein Bild von der Entstehung der verschiedenen Blattformen zu machen, so würde es folgendes sein: die genannten Formen gehen aus von solchen (wie sie bei Polypodium vielfach sich finden), deren Blattfläche nach unten sich in einen Stiel verschmälert. Schon zu einer Zeit, wo diese Arten keine gefiederten, sondern einfache, unverzweigte Blätter besassen, sind bei ihnen Blätter aufgetreten, bei denen die Blattfläche bis zur Anheftungsstelle herabreichte, also die von Polyp. musaefolium. Derartige Blätter traten bei letztgenannter Art ausschliesslich auf, ebenso bei Polyp. Heracleum, coronans, Meyenianum u. a., bei welchen der Nischenblattcharakter noch mehr hervortrat, bei Polyp. quercifolium, rigidulum, diversifolium u. a. bildeten sie sich im Wechsel mit der gestielten Blattform und verloren später ihren Laubblattcharakter. Polyp. rivale aber stellt wahrscheinlich eine Übergangsform vor. Für die andre Möglichkeit, Polyp. quercifolium und verwandte von Heracleum ähnlichen (ausschliesslich mit Laubblatt-Nischenblättern ausgestatteten)

*) Siehe die Schilderung und Abbildungen a. a. O. pag. 9 u. Taf. I.

Stammformen abzuleiten, scheinen mir derzeit keine Thatsachen vorzuliegen. Dass aber derartige Fälle vorkommen, zeigt die oben geschilderte Lejeunia heterophylla.

Dass die gesammelten Humusmassen auch wirklich von Wurzeln ausgenutzt werden, braucht kaum hinzugefügt zu werden; auch ist klar, dass so ausgerüstete Farne befähigt sind, unter Umständen auch auf glatten, der Vegetation anderer Epiphyten ungünstigen Baumstämmen zu wachsen.

Ehe zu anderen, analoge Verhältnisse zeigenden Farnen übergegangen wird, sei hier nur noch auf eine, ebenfalls Nischenblätter besitzende Orchidee des Buitenzorger Gartens, Bulbophyllum Beccarii, hingewiesen. Dieselbe hat einen epiphytisch kriechenden Stammi welcher grosse Laubblätter von steifer Textur trägt, die auf dem Rücken konvex gekrümmt mit dem Stamme, welchen der untere Teil der eingekrümmten Blattränder berührt, eine ziemlich grosse und tiefe Nische bildet. Dass diese Humus sammelt, tritt namentlich dann ungemein deutlich hervor, wenn sich der obere Teil des Blattes abgegliedert hat: die Stelle, an der es stand, sieht man dann schon von weitem dadurch, dass hier eine von Wurzeln durchzogene Humusmasse konsolenförmig über den Baumstamm vorspringt.

Noch eigentümlichere „Anpassungen“ als bei den soeben geschilderten Polypodium-Arten, finden sich bei einem andern Farn, der Gattung Platycerium. Auch hier kommen zweierlei Blattformen, welche bei älteren Individuen aufeinander folgen, vor. Sehen wir ab von einem sonderbaren Missverständnis früherer Autoren, welche die unten zu beschreibenden „Mantelblätter“ von Platyc. alcicorne für Prothallien dieses Farn hielten, so finden wir auch hier die beiderlei Blattformen als „fertile“ und „sterile“ beschrieben. Ebenso wie bei den Polypodium-Arten mit Nischenblättern ist, wie ich früher nachgewiesen habe, diese Bezeichnung hier eine unrichtige. Allerdings kommen die Sporangien des Farn nur auf einer Blattform desselben vor, aber fruchtbare und unfruchtbare Blätter sind hier ganz gleichgestaltet, nur kommen ausserdem noch besonderen Funktionen angepasste, nie Sporangien tragende Blattformen vor.

Platycerium ist eine nicht sehr viele Arten umschliessende, aber in den Tropen weitverbreitete Gattung, deren Vertreter im malayischen Archipel, Australien, Afrika (auch in Peru ist eine Form gefunden), wo sie vorkommen, einen sehr auffallenden Bestandteil der Vegetation darstellen. Die verschiedenen Arten stimmen der Haupt-

sache nach überein in der Form ihrer „fertilen“ Blätter, welche gestielt und geweihförmig (aber in einer Ebene, daher der Name Platycerium = Flachgeweih) verzweigt sind (vgl. Taf. V Fig. 1 u. 2), die einen mehr, die anderen (z. B. Platyc. Stemmaria) weniger. Die „sterilen“ Blätter dagegen sind verschieden. Bei Platyc. alcicorne und Platyc. Hilli sind es „Mantelblätter“, wie ich sie genannt habe, bei Platyc grande, biforme, Willinkii, Wallichii, Stemmaria dagegen dienen die Blätter in ihrem untern Teile als Mantel-, in ihrem obern Teile als Nischenblätter. Ausserdem sind sie auch teilweise als Wasserbehälter ausgebildet. Der Stamm von Platycerium ist durch die Blätter, welche in zwei Reihen an ihm stehen, ganz verdeckt. Platycerium gehört, wie schon die merkwürdigen Anpassungen zeigen, zu den spezifisch epiphytischen Pflanzen, was aber auch hier nicht ausschliesst, dass einige Formen, z. B. Platyc. alcicorne, gelegentlich auf Felsen etc. wachsen. Gegen zu starke Transpiration sind namentlich die jungen Blätter durch einen weissfilzigen Haarüberzug geschützt, man kann sich auch leicht davon überzeugen, dass manche Arten auf Bäumen an sonnigen, ziemlich trockenen Standorten zu wachsen vermögen, z. B. Platyc. biforme.*)

Ich beginne, im Anschluss an die Nischenblätter besitzenden Polypodium-Arten, mit denjenigen Platycerien, welche Nischen zum Humussammeln besitzen. Fig. 92 zeigt in sehr verkleinertem Massstabe ein Exemplar von Platyc. grande. Der Unterschied der beiden Blattformen, welche die Pflanze besitzt, tritt deutlich hervor: die „fruchtbaren“ Blätter (von denen an dem noch nicht sehr alten Exemplar eines vorhanden ist, an älteren Exemplaren sind es deren zwei) sind gestielt, hängend und vielfach gabelig verzweigt; die „unfruchtbaren“ dagegen sind ungestielt, sie besitzen eine sehr breite Basis, welche dem Stamme, auf dem der Farn wächst, resp. den älteren Blättern des letzteren, dicht anliegt. Der obere Teil des Blattes steht dagegen vom Stamme ab und ist in eine Anzahl Lappen geteilt. Während die „fruchtbaren“ Blätter nach einiger Zeit abgestossen werden, bleiben die unfruchtbaren am Farnstamme sitzen, verwittern

*) Vgl. auch Junghuhn, Java. I, 265. „Platycerium biforme Bl., das auch in dürren, nichtschattigen Wäldern vorkommt und durch den hellgrünen Schmelz seines Laubes, das nur auf der untern Fläche der fruchtbaren Teile eine braune Farbe hat, sogleich die Blicke des Reisenden auf sich zieht, überall, wo sein grosses, tiefeingeschnittenes Laub wie ein grüner Lappen von der Gabelteilung eines Stammes herabhängt.“

und bilden eine Anzahl von Lagen, zwischen denen die Wurzeln des Farn sich ausbreiten. Der obere Teil dieser Blätter aber bildet eine mächtige Nische mit dem Baumstamme, welche durch den dicht anliegenden untern Blattteil geschlossen ist. In dieser Nische sammeln sich denn auch sehr bedeutende Humusmassen an, welche von den

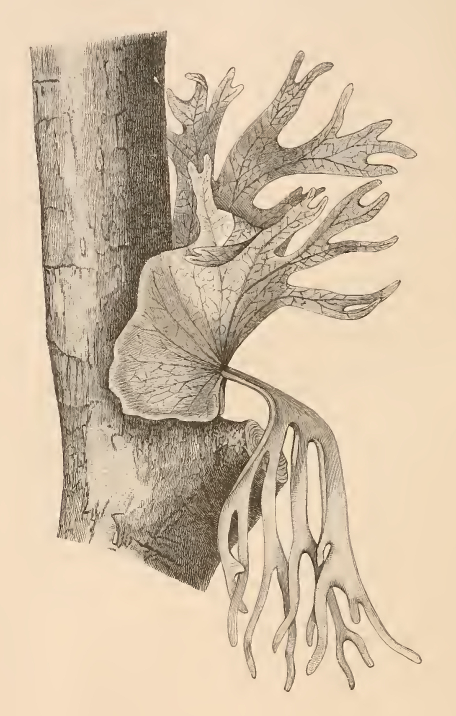


Fig. 92. Platycerium grande (M. G.), auf einem Baumstamm, stark verkleinert.

Wurzeln des Farn durchzogen sind. Ein grosses Exemplar von Platyc. grande oder biforme, dessen Blätter über 2 Meter lang werden, wiegt mit der von ihm gesammelten Humusmasse wohl mehrere Centner, und ebenso wie bei Polypodium Heracleum und anderen oben angeführten Beispielen ist nur durch diese Einrichtung zum Humussammeln erklärlich, dass der Farn diese Grösse erreichen kann. Es

sollen die, zugleich als Nischenblätter dienenden „sterilen“ Blätter von Platyc. grande hier als Mantel-Nischenblätter bezeichnet werden. Diese Mantel-Nischenblätter haben ausser den oben angeführten Funktionen noch die als Assimilationsorgane und als Wasserspeicher, und zwar dient als solcher der untere Teil des Blattes. Dieser ist von dem obern, zerteilten, nur als Laubblatt funktionierenden Blattteile (welcher mit den gestielten „fertilen“ Laubblättern auch in seinem anatomischen Baue übereinstimmt) in der Dicke bei Platyc. biforme,*) welches ich in Java untersucht habe, sehr verschieden. Im obern Teile war das Blatt nämlich noch nicht 1 Millimeter, im untern, nahe an der Anheftungsstelle, 14 Millimeter dick, und zwar wird diese Dicke namentlich durch das Vorhandensein eines Wassergewebes (in welchem auch die Intercellularräume Wasser enthielten) bedingt. Das ebenfalls in Java vorkommende Platyc. Willinkii (Taf. V Fig. 1) unterscheidet sich biologisch von den zwei oben genannten Arten dadurch, dass zahlreichere gestielte (unter Umständen fertile) Laubblätter auftreten, und somit die Hauptthätigkeit bei der Assimilation diesen zukommt, nicht den Mantelblättern, welche ihren Chlorophyllgehalt hier rasch verlieren, aber in totem Zustande natürlich ebensogut als Humussammler dienen. Ausserdem dienen die Mantel-Nischenblätter auch als Schutz für die Stammknospe. Sie besitzen an ihrem untern Teile z. B. bei Platyc. grande einen lappenförmigen Vorsprung, welcher sich über die Stammknospe herlegt. In Fig. 92 sind diese Lappen nicht zu sehen. In auffallender Weise ist übrigens die Blattspitze der Gleicheniablätter, deren Wachstum periodische Unterbrechungen erfährt, geschützt durch zwei modifizierte, ihr beiderseits anliegende Fiedern der älteren Blattteile.

Bei Platyc. alcicorne und Platyc. Hilli (Taf. V Fig. 2) stellen die Mantelblätter unverzweigte, dem Substrate dichtanliegende Organe dar, deren Form demnach von der der Laubblätter noch mehr abweicht. Aber dass die frühere Ansicht, dass hier eine morphologische Verschiedenheit von unfruchtbaren und fruchtbaren Blättern, wie bei anderen Farnen, vorliege, unrichtig ist, das zeigt die Thatsache, dass die Verschiedenheit der beiden Blattformen auftritt lange ehe die Pflanze im stande ist, Sporangien zu bilden, nämlich schon auf einer

*) In meiner mehrerwähnten Arbeit ist durch ein Versehen meinerseits Pl. grande statt Pl. biforme genannt. Beide unterscheiden sich durch die verschiedene Gestalt ihrer fruchtbaren Blatteile auf den ersten Blick.

Altersstufe, wo die sämtlichen Blätter unverzweigt sind. Fig. 93 zeigt in natürlicher Grösse eine Keimpflanze von Platyc. alcicorne. Von den zweizeilig stehenden Blättern sind drei in einen Stiel verschmälert, sie sind die Jugendformen der Laubblätter (der „fertilen“), eines der Blätter dagegen hat sich zum Mantelblatte ausgebildet, es ist ungestielt und liegt dem Substrate an. An älteren Exemplaren bedecken diese Mantelblätter eine bedeutende Oberfläche, die grösste Länge eines Mantelblattes von einem relativ kleinen Exemplare von Platyc. Hilli betrug 35 Centim., die grösste Breite 21 Centim. Diese Mantelblätter spielen als Assimilationsorgane nur eine untergeordnete Rolle, sie zeigen — auch abgesehen von ihrem, namentlich bei Platyc. Hilli schön entwickelten Haarkleide — eine nur blassgrüne Farbe und werden bald braun. Ihre Bedeutung liegt, abgesehen von der auch hier stattfindenden Wasserspeicherung, darin, dass sie die Wurzeln bedecken und schützen, das Austrocknen des Substrates verhindern resp. sehr verzögern, und dadurch, dass sie wie Blätter eines Buches zahlreich aufeinanderliegen, den Wurzeln eine mit Feuchtigkeit sich leicht tränkende Humusmasse bieten, welche oben von den zwei lebenden Mantelblättern bedeckt ist, falls diese nicht schon vor Erscheinen anderer abgestorben sind. In der Reihenfolge zwischen dem Auftreten der beiderlei Blattformen ist hier eine Regelmässigkeit ebensowenig nachzuweisen, wie bei den heterophyllen Polypodium-Arten. Äussere Einflüsse mögen dabei in betracht kommen, bei der Kultur beobachtete ich bei mehreren Arten, welche ich versetzt und mit gut gedüngter Erde versehen hatte, dass sie nun eine Anzahl kräftiger Mantelblätter bildeten, während sie vorher nur Laubblätter hervorgebracht hatten.



Fig. 93. Keimpflanze von Platycerium alcicorne, nat. Grösse. (M. G.) Vorn links das erste Mantelblatt.

Während Platyc. grande gewöhnlich isoliert auf den Bäumen wächst, findet man bei Platyc. alcicorne eine grosse Anzahl verschiedener Individuen zusammen wachsen. Dieselben stammen in den meisten Fällen wohl von einem (aus Sporenkeimung entstandenen) Exemplare ab. Aber bald entwickelt sich aus demselben eine fast unentwirrbare Kolonie, und zwar dadurch, dass auf den Wurzeln zahlreiche Adventivsprosse auftreten. Dieselben beginnen — im Gegensatze

zu den Keimpflanzen — zunächst Mantelblätter zu bilden (Fig. 94), und wachsen dann zu selbständigen Pflanzen aus. Die im Laufe der Zeit massenhaft gebildeten, von Wurzeln durchzogenen Lagen von Mantelblättern bedingen es, dass der Farn in dicken Polstern die Baumstämme umwächst, Polster, welche hauptsächlich durch die Mantelblätter gebildet, an ihrer Aussenseite die lebenden Pflanzen tragen. Australische Reisende geben an, dass die Platyceriumkolonieen auf Eucalyptus eine Dicke von 6 Fuss erreichen, und dass an einem Baume oft mehrere Stockwerke von um den Baum herumgewachsenen Platyceriumkolonieen sich finden. Dass in Ostjava und Australien Platycerium auf Bäumen wächst, die wie Casuarina (und ebenso in Australien Eucalyptus mit seinen vertikal gerichteten Blättern) durch ihre Krone soviel Sonne durchlassen, zeigt eben, dass vermöge seiner Mantelblätter und sonstigen Eigentümlichkeiten der Baum auch unter für einen Epiphyten wenig günstigen Verhältnissen wachsen kann, und dass Platycerium ebenso wie Ceterach-, Notochlaena-, Cheilantes-Arten u. a. ein Farn ist, der starke Beleuchtung gut verträgt.

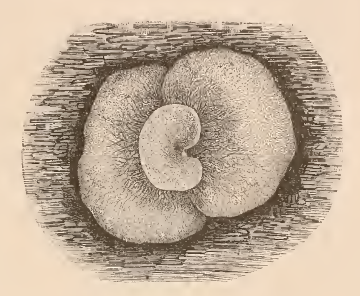


Fig. 94. Platycerium alcicorne. Junge, als Adventivspross auf einer Wurzel entstandene Pflanze. (M. G.)

Wie sind die „Anpassungen“ der Platycerien entstanden? Haben Formen, wie Platyc. alcicorne und grande, einen gemeinsamen Ausgangspunkt, und, wenn dies annehmbar gemacht werden kann, welche der beiden Formen steht der ursprünglichen näher? Eine sichere Antwort auf diese Fragen ist natürlich nie zu erlangen. Aber auch für eine einigermassen zufriedenstellende Hypothese fehlt es noch an sicheren Anhaltspunkten. Die beiden Mantelblattformen weichen voneinander ab durch Form und Richtung. In ersterer Beziehung ist Platyc. Stemmaria eine Art Übergangsglied insofern, als bei ihr, obwohl die Mantelblätter mächtige Nischen bilden,*) die letzteren nicht

*) Bei einem von mir kultivierten Exemplar, welches jedenfalls nicht zu den grossen gerechnet werden kann, betrug die Länge der Mantel-Nischenblätter (die hier aber fast ganz in der Nischenbildung aufgehen) über 40 Centim.

verzweigt sind. Ferner ist zu erwähnen, dass die Keimpflanzen von Platyc. grande (von denen ich allerdings nur einige ältere Entwickelungsstadien kenne) zunächst unverzweigte, ganz denen von Platyc. alcicorne gleichende, dem Substrate angedrückte Mantelblätter haben, später tritt dann an dem einen obern Ende derselben zunächst ein, bei späteren Blättern mehrere Blattlappen auf; übrigens zeigen auch die Mantelblätter von Platyc. alcicorne gelegentlich Andeutungen von Lappenbildung. Jedenfalls müssten zunächst die Blattbildungsverhältnisse der Keimpflanzen einer Reihe von Arten bekannt sein, ehe eine Beantwortung der oben aufgeworfenen Frage versucht werden kann.

Es ist vielleicht nicht überflüssig, darauf hinzuweisen, dass die Humusanhäufungen der Platycerien auch von Tieren, Ameisen, Käfern und deren Larven als Wohnstätten benützt werden. Namentlich die Mantelblattlagen von Platyc. alcicorne fand ich in Java von Ameisen bewohnt, welche auch in das oberste lebende Mantelblatt Löcher beissen, um zu dem darunterliegenden geschützten Raume zu kommen; demnach wäre auch Platycerium unter die neuerdings so viel besprochenen „Ameisenpflanzen" zu rechnen.

Ehe wir von Platycerium zu phanerogamen Pflanzen, welche ebenfalls „Mantelblätter" besitzen, übergehen, sei hier nur noch kurz ein Farn genannt, welchen ich, aufmerksam gemacht durch eine Notiz Beccaris, untersuchte. Polypodium Schomburgkianum ist ein epiphytischer Farn, der in Südamerika wächst und dadurch ausgezeichnet ist, dass sein Stamm, wie dies der in Fig. 95 abgebildete Querschnitt zeigen mag, sehr flach ist, er ist dadurch geeignet, die auf seiner Unterseite entspringenden Wurzelchen ähnlich wie ein Mantelblatt zu schützen. Was die Dimensionen betrifft, so seien zwei Messungen verschiedener Sämme erwähnt. Der eine besass eine Breite von 12 Millimeter, eine grösste Dicke von etwas über 1 Millimeter. Es waren unter dem mir zugänglichen Herbarmaterial aber auch Stämme, welche bei nicht viel grösserer Dicke die doppelte Breite besassen, so dass der flache band- resp. krustenartige Charakter derselben noch mehr hervortrat. Es ist dies übrigens nicht das einzige Beispiel dafür, dass Stammorgane als „Mantel" für die Wurzeln dienen. Auch bei Orchideen finden sich hierhergehörige Fälle, von denen ich die beiden auffallendsten mir bekannt gewordenen hier kurz schildern will.

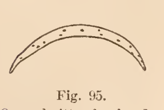


Fig. 95.
Querschnitt durch den Stamm von Polypodium Schomburgkianum, nat. Grösse.

Oncidium Limminghii ist eine kleine, zierliche Orchidee, bei welcher sowohl die Blätter als die „Knollen“ dem Baumstamme dicht anliegen. Die Knollen aber haben eine eigentümliche Gestalt, sie sind ganz flach, blattähnlich, ihr Querschnitt gleicht dem einer bikonvexen Linse, doch ist die Seite, welche der Unterlage aufliegt, mehr abgeflacht, als die entgegengesetzte. Diese Knollen — die unteren Teile von Sprossen, welche zwei Niederblätter, deren Reste in der Figur sichtbar sind, und ein Laubblatt hervorbringen — haben verschiedene Funktionen: sie sind Reservestoffbehälter, namentlich auch für Wasser, vermöge ihres Chlorophyllgehaltes auch Assimilationsorgane,

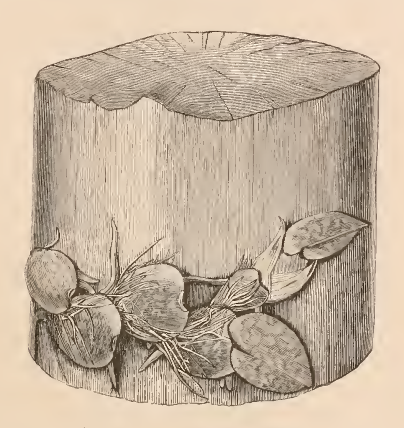


Fig. 96. Oncidium Limminghii, auf einem entrindeten Stammstück wachsend, dessen Oberfläche die Blätter und die flachen Knollen der Orchidee angedrückt sind, nat. Grösse. (M. G.)

und vermöge ihrer Form und Lage Schutzorgane für die Wurzeln, welche von ihnen und unter den ebenfalls angedrückten Blättern gedeckt sind; die Knollen leben viel länger als die zugehörigen Blätter, Humusdetritus kann sich zwischen ihnen und dem Baumstamme ansammeln, und wenn, wie dies vorkommt, die Zweige der Pflanze über abgestorbene ältere Teile derselben herwachsen, so entsteht im kleinen eine ähnliche Masse, wie die durch die Mantelblätter von Platyc. alcicorne gebildete. Übrigens sind die Wurzeln natürlich nicht an die Räume unter den Knollen und Blättern gebunden. Flache Knollen, wenngleich nicht in dem Grade, wie bei der eben angeführ-

ten Art, haben auch andere Orchideen, z. B. das mit Oncid. Limminghii verwandte Oncid. Papilio, Oncid. Kramerianum. Auch Sophronitis cernua ist mit flachen, anliegenden „Bulben“ ausgestattet.

Bei anderen Orchideen sind die Knollen in der Quer-, nicht wie bei Oncid. Limminghii in der Längsrichtung abgeplattet. In geringerem Grade ist dies der Fall bei (unbestimmten) Rhenanthera-Arten, welche in Buitenzorg kultiviert werden, sehr ausgesprochen bei einer Anzahl ostindischer Formen: Eria (Aggeianthus) marchantioides Rchb. und Lichenora Jerdoniana. Ich muss, da das Material, welches ich aus dem Kew-Herbarium erhielt, zu unvollständig war, auf die Abbildungen von Wight*) verweisen. Dass bei der einen dieser Pflanzen in der Benennung eine (freilich recht entfernte) Ähnlichkeit mit Marchantia, bei der andern mit einer Flechte hervorgehoben ist, zeigt, wie weit hier die Abflachung geht. Die abgeflachten Knollen von Lichenora Jerdoniana, ferner von Dendrobium filiforme (Wight Tab. 1642) und Eria reticosa (ibid. Tab. 1637) wachsen dichtgedrängt, einander vielfach mit den Rändern deckend, so dass sie eine dicke Kruste auf dem Baumaste bilden, unter welcher ein Teil der Wurzeln Schutz und Feuchtigkeit findet.

Kehren wir nach dieser Abschweifung zu Mantelorganen, welche von Sprossachsen gebildet werden, zu den Mantelblättern zurück, so schliessen sich zunächst an die merkwürdige Mantelblattbildung von Platycerium alcicorne, Hilli u. a. eine Anzahl von Fällen an, in welchen die gewöhnlichen Laubblätter dadurch, dass sie mit ihrer Unterseite dem Baumstamme dicht anliegen, die Wurzeln des Epiphyten schützen. Dahin gehört z. B. Pothos celatocaulis, eine kletternde Aroidee, in viel ausgeprägterem Masse aber eine mit Dischidia nahe verwandte Asklepiadee, das Conchophyllum imbricatum Bl. Höchst wahrscheinlich ist dies dieselbe Pflanze, welche Rumpf (H. A. V, pag. 473) als „pustula arborum“ beschrieben hat. Er führt an, dass die Blätter sich paarweise gegenüberstehen und unten konkav seien, wie eine kleine Schüssel oder Muschel (daher Blumes Gattungsname), der konkave untere Teil sei purpurn gefärbt, der konvexe obere

---

*) Wight, Icones plantarum Indiae orientalis. Vol. V, Tab. 1737 u. 1757. Eria marchantioïdes kommt nach Wight auf nassen Felsen vor, indes die anderen Formen sind ausgesprochene Epiphyten, so dass ich mit Sicherheit annehmen zu können glaube, dass auch die oben genannte epiphytisch wächst, wenn sie auch, wie viele anderen Epiphyten, auf Felsen etc. zu wachsen vermag.



Fig. 97. Conchophyllum imbricatum Bl. Sprossstück von oben, verkleinert. Die Zeichnung ist nach einem in Alkohol aufbewahrten Exemplare gefertigt, an frischen tritt die Nervatur kaum hervor.

weisslichgrün. Diese muschelförmigen Blätter sitzen nur mit ihren Rändern der Baumoberfläche an „als groote bobbelen, of puisten", so dass sie einen grossen Teil der Oberfläche des Stammes und der dicksten Zweige bedecken. „Unter jedem Blattpaare befestigt sich die Pflanze an dem Baume durch viele dünne Wurzelfasern." Dass die Pflanze, wo sie Bäume in grösserer Menge überzieht, denselben, wie Rumpf angibt, schaden kann, indem sie, wie er sich ausdrückt, dieselben „ausmagert", ist sehr glaubwürdig. Natürlich nicht durch Entziehung von Nährstoffen, sondern durch Abschliessung der Rindenluftwege von der Atmosphäre, ähnlich wie dies bei einem dicht mit Epheu bewachsenen Baume der Fall ist. Bei dünneren Zweigen legen sich nach Rumpfs Abbildung (ich hatte keine Gelegenheit, solche Fälle zu beobachten) die Blätter des Epiphyten so um den Zweig herum, dass sie auch in diesem Falle seine Oberfläche bedecken.

Ich habe Rumpfs Beschreibung nur wenig hinzuzufügen, und möchte nur darauf hinweisen, dass Conchophyllum in der That epiphytischer Lebensweise vorzüglich angepasst ist. Der dünne Stamm der Pflanze schlingt sich um eine Stütze und befestigt sich an derselben durch Haftwurzeln, an dicken Stämmen kriecht er auf längere Strecken hin. Verbreitet wird die Pflanze ausser durch ihre weithin kriechenden Sprosse jedenfalls wohl auch durch Samen, welche ich nicht gesehen habe, von denen wir aber wohl annehmen dürfen, dass sie wie die anderer Asklepiadeen eine Haarkrone besitzen, welche nicht nur als Flugorgan dient, sondern wie Beccari (a. a. O., pag. 248) hervorhebt, wenn sie nass wird, die Samen an eine Rinde anheftet, ähnlich wie eine nasse Vogelfeder ja auch kleben bleibt. Die Form der Blätter, welche man auch einem Schildkrötenpanzer vergleichen könnte, ist oben in dem Citat aus Rumpf schon geschildert. Hier sei nur noch erwähnt, dass die Blätter fleischig und mit einem Wachsüberzug versehen sind, beides Eigenschaften, welche auch bei anderen Asklepiadeen sich finden. Unter den muschelförmigen Blättern entspringen stets Wurzeln aus dem Conchophyllumstämmchen, welche sich unter dem gewölbten Blatte ausbreiten und verzweigen. Selbstverständlich können die Wurzeln auch über das Blatt hinauswachsen, allein ebenso ist klar, dass sie namentlich an Stellen, wo die schildkrötenpanzerähnlichen Blätter so dichtgedrängt stehen, wie in dem in Fig. 97 abgebildeten Sprossstücke, an den Blättern einen vorzüglichen Schutz gegen Austrocknung finden. Dass auch Ameisen diese geschützten Winkel aufsuchen, kann nicht verwundern, Beccari

hat Conchophyllum aus diesem Grunde unter seine „piante ospitatrici“ aufgenommen.

Denken wir uns die Blätter statt auf der Unterseite nur konkav hier sehr vertieft, indem das Flächenwachstum namentlich in der Mitte des Blattes besonders stark ist, so erhalten wir Blattformen, wie sie bei Dischidia Rafflesiana und einigen anderen Arten dieser Gattung vorkommen. Dischidia Rafflesiana*), von welcher der Buitenzorger Garten namentlich in der Waldpartie prachtvolle Exemplare besitzt, ist ein Epiphyt von ähnlichen Wachstumsverhältnissen, wie Conchophyllum, d. h. also eine Schlingpflanze, welche sich ausserdem mit Wurzeln befestigt, „oft sieht man lange Dischidiasprosse frei von Baumgipfeln herabhängen, sei es allein, sei es bündelweise umeinandergerollt“ (a. a. O. pag. 14). Wie Griffith angibt**), kommt die Pflanze auf den verschiedensten Bäumen vor, zieht aber alte, abgestorbene Stämme oder Zweige vor, offenbar, weil sie bei stärkerer Beleuchtung besser gedeiht.

Auch bei Dischidia Rafflesiana stehen die Blätter in Paaren, aber dieselben sind von zweierlei Art: gewöhnliche fleischige, annähernd flache[1]), und Urnenblätter. Letztere sind viel grösser als erstere, und stehen gewöhnlich an Zweigen mit verkürzten Internodien. Wie der Längsschnitt Fig. 98 zeigt, besitzt die Urne eine enge Mündung und ist der Blattrand auf einer Seite eingeschlagen, was die Mündung noch verengert. Die Innenseite der Urne entspricht der Unterfläche des Blattes von Conchophyllum, und zeigt auch dieselbe Färbung wie diese, die Aussenseite der Oberseite, eine Thatsache, welche auch durch die von Treub verfolgte Entwickelungsgeschichte bestätigt wird; zuweilen finden sich Übergangsstufen zwischen Urnen- und gewöhnlichen Blättern, solche Blätter nämlich, welche auf der Unterseite stark konkav geworden sind. Was die Stellung der Urnen betrifft, so ist die Mündung derselben meist nach oben gekehrt, manche stehen aber auch horizontal oder kehren die Mündung nach aussen. Die ersteren füllen sich in der Regenzeit mit Wasser, und es kann kaum einem Zweifel unterliegen, dass dasselbe von dem die Urne regelmässig erfüllenden Wurzelgeflecht teilweise aufgenommen wird. Wir hätten hier also eine ähnliche Einrichtung, wie sie oben von einer grossen Anzahl beblätterter Lebermoose ge-

*) Vgl. darüber namentlich Treub, Sur les urnes du Dischidia Rafflesiana. Annales III, pag. 13 ff. Daselbst auch weitere Litteratur.

**) Notulae ad plantes asiaticas. IV, 49.

schildert wurde, nur dass bei diesen das Wasser direkt durch die Blattfläche selbst aufgenommen werden kann, was bei den mit einem

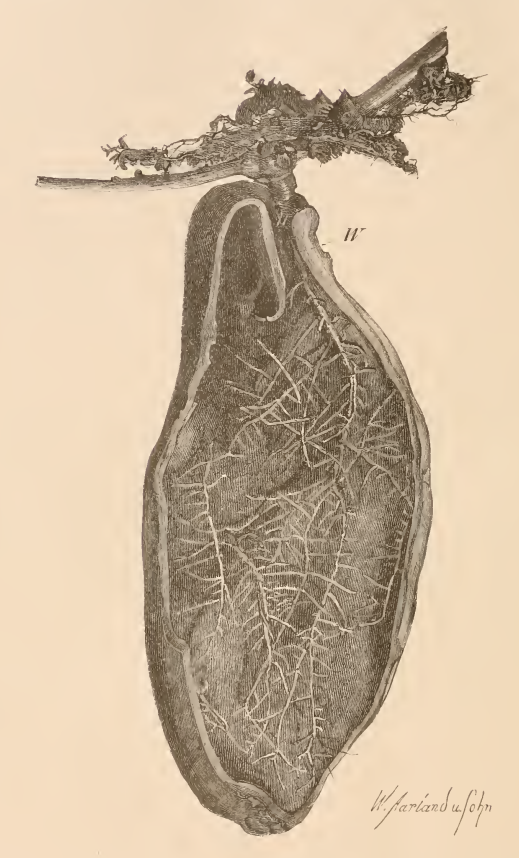


Fig. 98. Dischidia Rafflesiana. Stück der Sprossachse, oben hängt an derselben noch ein Stück der Rinde, auf welcher die Pflanze wuchs, mit längsdurchschnittenem Schlauchblatt (nat. Grösse). In dem Schlauchblatt eine reichverzweigte, aus dem Dischidiaspross entspringende Wurzel, deren Anhaftungspunkt weggeschnitten ist.

Wachsüberzuge versehenen Dischidia-Urnen nicht der Fall ist. Durch die enge Mündung wird die Verdunstung des eingedrungenen Wassers

vermindert, und in der trocknen Jahreszeit werden die in der Urne befindlichen Wurzeln vor allzustarker Austrocknung geschützt sein. Ausserdem wird die Transpiration eines solchen Urnenblattes eine geringere sein, als die eines gleichgrossen, flach ausgebreiteten Blattes, wie wir ja vielfach an trockenen Standorten wachsende Pflanzen mit nach der Unterseite hin eingerollten Blättern antreffen. Dass in manchen Urnen auch Ameisen sich einnisten, ist weniger zu verwundern, als wenn das Gegenteil der Fall wäre.

Schliesslich sei hier nur noch die Frage erwähnt, wie das feste Anlegen der oben erwähnten Mantelorgane an das Substrat zustandekommt. Es steht dasselbe keineswegs vereinzelt da, wir finden in unsrer einheimischen Flora auch Pflanzen, die ähnliches zeigen. Die bodenständigen Blätter von Plantago media z. B. liegen dem Boden dicht auf, und die Pflanze wird dadurch, dass sie auf diese Weise alle im Bereiche der Blätter wachsenden anderen Pflanzen, namentlich Gräser unterdrückt, auf trockenen Wiesen, Rainen u. dgl. zu einem besonders lästigen Unkraut. Die Richtung der Blätter ist hier durch die Richtung der Lichtstrahlen bedingt, rechtwinkelig auf die sie ihre Fläche zu stellen suchen: bei Lichtabschluss ausgetriebene Blätter sind steil aufwärts gerichtet. Auch bei Platycerium Hilli, Platyc. alcicorne u. a. oben aufgeführten Fällen spielt der Heliotropismus jedenfalls eine wichtige Rolle. Für Platycerium ist mir aber auf Grund gewisser Beobachtungen wahrscheinlich geworden, dass bei dem Anschmiegen der Blätter an das Substrat ein Kontaktreiz mit im Spiele ist. Wiefern das zutrifft, werden weitere Untersuchungen zeigen, für welche zunächst geeignetes Material herangezogen werden musste.

Zum Schlusse ist hier eine Einrichtung zum Humussammeln noch zu erwähnen, auf welche zuerst Schimper aufmerksam gemacht hat. Sie findet sich bei nicht wenigen epiphytischen Orchideen, von denen das prachtvolle javanische Grammatophyllum speciosum B., eine der riesigsten Orchideen, als Beispiel dienen mag. Die Pflanze ist, wie gewöhnlich, mit Wurzeln an der Baumoberfläche befestigt, ausserdem aber erscheinen eine Menge von Wurzeln, welche nicht der Baumoberfläche angeschmiegt (negativ heliotropisch) sind, sondern ihre Spitze nach oben kehren (wahrscheinlich infolge von negativem Geotropismus). Sie bilden ein dichtes Geflecht, welches bei Grammatophyllum sehr beträchtliche Ausdehnung erreicht. In demselben sammeln sich bedeutende Humusmassen an, welche bei Regen von Wasser

durchtränkt und von den Wurzeln der Orchidee durchzogen werden. Es sind hier also zweierlei Wurzeln (deren Wachstumsbedingungen noch genauer zu untersuchen sind) vorhanden: Haftwurzeln und Nestwurzeln, welch letztere zugleich der Hauptsache nach die Ernährung zu übernehmen haben, und dadurch, dass sie den Boden, welchen sie ausnützen, selbst sammeln, dem Epiphyten ermöglichen, bedeutende Grösse zu erreichen. Von anderen, sich ähnlich verhaltenden Orchideen nenne ich: Grammatophyllum scriptum, Cymbidium tricolor, und (nach Schimper) Oncidium altissimum, Cyrtopodium sp.; auch eine Aroïdee, Anthurium Hügelii, zeigt nach demselben Forscher analoge Verhältnisse.

Anmerkung.

1) Treub (a. a. O. pag. 15) erwähnt, dass die in Circumnutation begriffenen Sprossenden, und die, welche Windungen ausgeführt haben, oft rudimentäre, hinfällige Blätter besitzen. Dies ist z. B. auch bei Hoya carnosa (bei kräftig wachsenden Exemplaren) und offenbar bei vielen tropischen Schlingpflanzen der Fall. Und zwar liegt meiner Ansicht nach die Sache so, dass hier eine Korrelation zwischen Sprossachse und Blättern besteht. Die rasche Entwickelung der ersteren bedingt zunächst eine Hemmung in der Entwickelung der Blattanlagen, welche bei manchen derselben (auch bei Hoya) mit einer Verkümmerung verbunden sein kann.



Tafelerklärung.

Tafel I.

Fig. 1. Euphorbia bupleurifolia, mit Schuppen bedeckter Stamm kurz vor dem Austreiben der neuen Blattkrone, nicht ganz natürliche Grösse. Bei *A* eine Stelle, wo — wahrscheinlich infolge einer Verletzung — eine Unregelmässigkeit in der Anordnung der Schuppen sich findet.

Fig. 2. Euphorbia mammillaris (M. G.), mit rudimentären Laubblättern, welche auf halbkugelig vorspringenden Blattkissen sitzen, in der Achsel der meisten Blätter Dornzweige mit verkümmerten Blättern.

Fig. 3. Euphorbia meloformis (M. G.), blühendes, männliches Exemplar.

Fig. 4. Keimpflanze eines brasilianischen, von Dr. Fritz Müller in Blumenau erhaltenen Epiphyllum, welche die Entstehung von Flachsprossen aus mehrkantigen, und Schwankungen zwischen den beiden Sprossformen zeigt. Ebenso verhielten sich mehrere andere, offenbar derselben Art angehörige Keimpflanzen.

Fig. 5. Steckling von Rhipsalis paradoxa, welcher rechts einen kantigen, mit Stachelbüscheln besetzten Rückschlagsspross getrieben hat. Der letztere trieb in der nächsten Vegetationsperiode wieder einen „normalen“ Spross, der Form des links stehenden entsprechend. (M. G.)

Fig. 6. Einige Mamillen von Mamillaria macromeris, eine davon trägt einen Achselspross, auf der nach unten stehenden die charakteristische Furche sichtbar.

Tafel II.

Fig. 1. Verkleinertes Habitusbild von Leuchtenbergia principis. (M. G.)

Fig. 3—7. Vergrösserte Keimpflanzen: Fig. 3 u. 4 von Lepismium radicans; Fig. 5 von Cereus grandiflorus; Fig. 6 von Phyllocactus latifrons; Fig. 7 von Anhalonium fissuratum.

Tafel III (sämtlich M. G.).

Fig. 1. Pilocereus sp., rechts mit blütentragender Region.

Fig. 2. Teil des letzteren nach Entfernung der Haare und Stacheln, die einzelnen flachen Höcker, aus deren Mitte die Blüten entspringen, sind sichtbar.

Fig. 3. Längsschnitt durch die blütentragende Region.

Fig. 4 u. 5. Mesembryanthemum tigrinum: Fig. 4 von oben; Fig. 5 junges Blattpaar vor der Entfaltung von der Seite.

Tafel IV (M. G.).

Fig. 1. Cereus tuberosus.

Fig. 2. Rhipsalis Cassytha pendula, aus einem Steckling erwachsene Pflanze.

Fig. 3. Keimpflanze einer brasilianischen Kaktee (wahrscheinlich Rhipsalis) auf Baumrinde.

Fig. 4. Rhipsalis pentaptera (links eine Frucht ansitzend).

Fig. 5 u. 6. Rhipsalis salicornioïdes: Fig. 5 austreibender Spross vergrössert; Fig. 6 Rückschlagsspross, der oben wieder rund geworden ist.

Fig. 7. Sprossstück von Rhipsalis mesembryanthemoïdes.

Tafel V.

Fig. 1 u. 2. Ägiceras majus. Fig. 1 Längsschnitt der Frucht, *Fw* Fruchtwand, *Pl* Placenta, *co* Kotyledonen; Fig. 2 Embryo nach Entfernung der Fruchtwand, *S* Samenschale.

Fig. 3—7. Bruguiera gymnorrhiza: Fig. 3 Blütenlängsschnitt, *Sk* Samenknospen, *X* schwammiger Teil des Blütenstiels, welcher später vom Samen verdrängt und ausgefüllt wird; Fig. 4 Längsschnitt durch eine Blüte mit befruchteter Samenknospe, *Em* Embryo, *e* Endosperm, *s* Samenschale. In Fig. 5 hat das Wurzelende des Embryo die Samenschale schon durchbrochen, älteres Stadium mit beträchtlich herangewachsenem hypokotylen Gliede in Fig. 7 (sämtliche Figuren vergrössert). Fig. 6 Querschnitt durch den im Samen steckenden Teil des Embryo, *cot* Kotyledonen.

Fig. 8—12. Rhizophora mucronata: Fig. 8 junge Frucht mit ausgetretenem hypokotylen Gliede; Fig. 9 freipräparierter junger Samen; Fig. 10 freipräparierter junger Embryo; Fig. 11 Längsschnitt durch eine junge Frucht; Fig. 12 Habitusbild einer etwas ältern, das hypokotyle Glied, welches die Fruchtwand durchbrochen hat, ist noch sehr klein.

Tafel VI (M. G.).

Bedeutend verkleinerte Habitusbilder von Platycerium Willinki (Fig. 1) und Platycerium Hilli (Fig. 2).

Tafel VII.

Fig. 1. Bedeutend verkleinertes Habitusbild von Polypodium quercifolium nach einer Photographie aus dem botanischen Garten in Buitenzorg.

Fig. 2. Polypodium rigidulum, kleines Stück einer Pflanze, *N* Nischenblatt.

Tafel VIII.

Fig. 1—3. Myrmecodia tuberosa aus Java: Fig. 1 Habitusbild einer jungen Pflanze; Fig. 2 Stammstück einer alten, welches die eigentümlich entwickelten bedornten Blattbasen zeigt; Fig. 3 Keimpflanze, deren Knöllchen längs durchschnitten ist und die erste centrale Höhlung zeigt.

Tafel IX.

Fig. 1. Verkleinertes Habitusbild von Hydnophytum montanum.

Fig. 2. Längs durchschnittene Knolle von Myrmecodia tuberosa.

Fig. 3. Pontederia (Eichhornia) crassipes, Landform, bei *A* noch ein blasig aufgetriebener Blattstiel.

Fig. 4—6. Spinifex squarrosus: Fig. 4 (oben) Querschnitt durch einen Teil der Inflorescenz (Erklärung im Text); Fig. 5 Ährchen mit der langen Spindel (*Rh*), an der es sitzt; Fig. 6 (fälschlich auch als 4 bezeichnet, unten) freipräparierter junger Teilblütenstand, *U* oben verkümmernder Teil desselben, *S* Region, die sich bedeutend streckt und zu einer langen Borste wird, *A* Ährchen, *T* neuer Teilblütenstand höherer Ordnung.

Druck von Pöschel & Trepte in Leipzig.

1.

A

3.

4.

2.

K

C E D

B A F

E

3.

6.

F

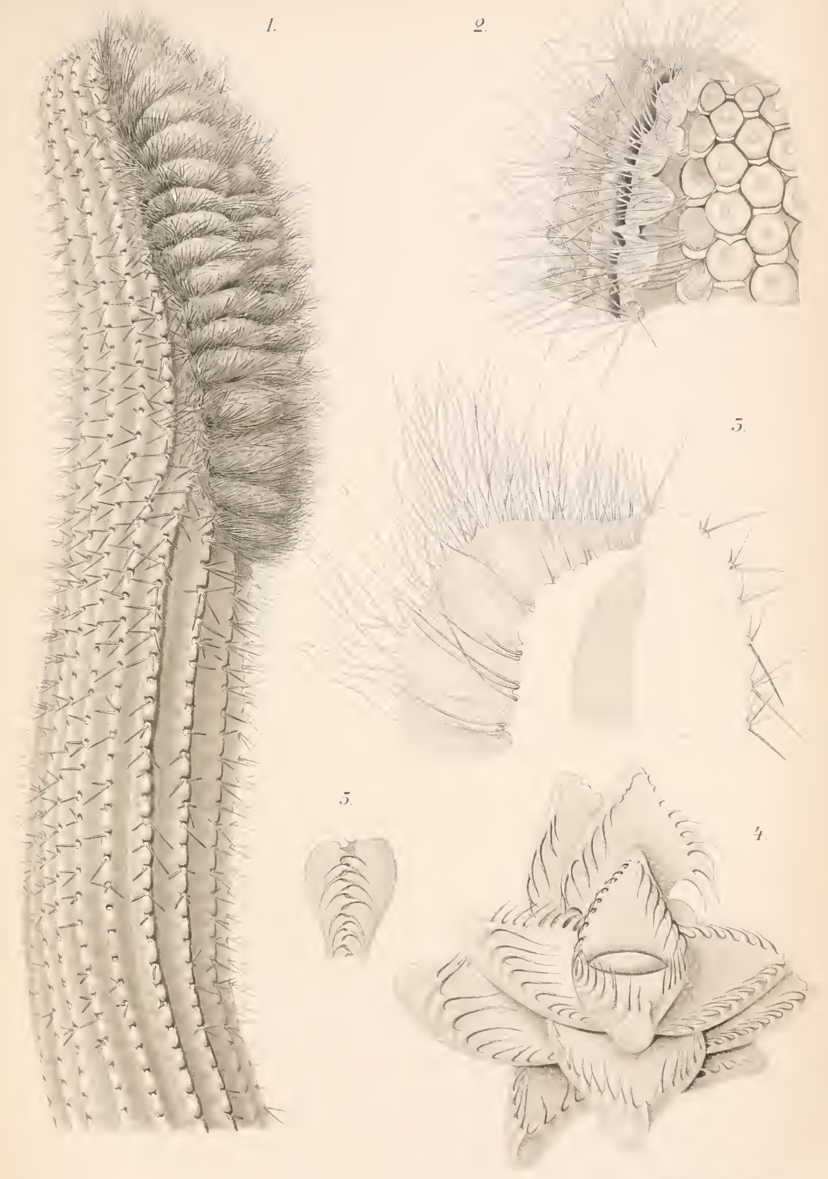


Taf. II.





Taf. III.






Taf. IV.
1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.



1. Pl Pl Fw cot

2. s Pl

3. Sk X

4. Em e s

7. Fw h s

5. Em s e

6. s e cot

8.

9. h e s pl

10. h cot

11. Fw e Pl s cot

12.






1.
2
X




Taf. VIII.
2.
3.




1.
4.
5.
I
V
V
V
A
II
III
V
V
x
V
3.
Rh
A
A
2.
4.
V
Rh
S
T
A

















